

Departement für Kleintiere, Abteilung Zoo-, Heim- und Wildtiere
der Vetsuisse-Fakultät Universität Zürich

Direktorin: Prof. Dr. Claudia Reusch

**Fettsäuren in tierischen Geweben – ihre physiologische und
pathologische Bedeutung
Literaturrecherche und Katalogisierung unter spezieller
Berücksichtigung von freilebenden und in Gefangenschaft
gehaltenen Wildtieren**

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der
Vetsuisse-Fakultät Universität Zürich

vorgelegt von

Christine Grum

Tierärztin
Dinkelsbühl, Deutschland

genehmigt auf Antrag von

Prof. Dr. Jean-Michel Hatt, Referent

Prof. Dr. Walter A. Rambeck, Korreferent

Zürich 2005

Meiner Familie

Inhalt

1. ZUSAMMENFASSUNG	5
2. ABSTRACT.....	6
3. EINLEITUNG.....	8
4. SCHRIFTTUM	9
4.1 ALLGEMEINES ZU FS	9
4.1.1 HISTORISCHES	9
4.1.2 FETTGEWEBE	9
4.1.2.1 Zur Lage und Beschaffenheit verschiedener Fettgewebe	9
4.1.3 DIE CHEMISCHE ZUSAMMENSETZUNG VON FETTEN.....	11
4.1.4 ZUR NOMENKLATUR VON FS.....	13
4.1.5 FS-ANALYTIK	15
4.2 ZUM FS-STOFFWECHSEL	15
4.2.1 GRUNDLEGENDE MECHANISMEN.....	15
4.2.1.1 Aufbau und Mobilisierung der Fettgewebe.....	15
4.2.1.2 Synthese	16
4.2.1.3 Der Einfluss der Fütterung auf die FS-Zusammensetzung	19
4.2.1.4 Antioxidantien und FS	20
4.2.2 SPEZIESSPEZIFISCHE BESONDERHEITEN.....	21
4.2.2.1 Pflanzenfresser und der Einfluss der Verdauungsphysiologie auf die FS- Zusammensetzung.....	21
4.2.2.2 Die Sonderstellung reiner Fleischfresser	22
4.2.2.3 Der Zusammenhang von Körpergröße, Aktivität und Lebenserwartung mit der FS- Zusammensetzung.....	23
4.3 FS-BEDARFSANGABEN	24
4.4 SPEZIELLE THEMENKOMPLEXE	25
4.4.1 FS-ZUSAMMENSETZUNG DER NAHRUNG VON MENSCH UND TIER	25
4.4.1.1 FS in der menschlichen Ernährung : Früher – Heute.....	25
4.4.1.2 FS in der Ernährung von Wildtieren: freie Wildbahn – Zoos	26
4.4.2 PHYSIOLOGISCHE BEDEUTUNG UND KLINISCHE RELEVANZ DES FS-MUSTERS	26
4.4.2.1 FS und Fortpflanzung.....	26
4.4.2.2 FS bei Herz- und Gefäßerkrankungen	31
4.4.2.3 FS und Krebserkrankungen	
4.4.2.4 FS in der Immunologie	34
4.4.2.5 FS in der Dermatologie	36
4.4.2.6 FS bei Gehirnentwicklung und –Funktion.....	37
4.4.2.7 FS und ihr Einfluss auf das Verhalten	39
4.4.2.8 FS und Hibernation	
5. FRAGESTELLUNGEN	43
5.1 KATALOGISIERUNG	43

5.2 EINFLUSS DER NAHRUNG	43
5.3 EINFLUSS DER VERDAUUNGSPHYSIOLOGIE	43
5.4 EINFLUSS DER KÖRPERGRÖßE	43
5.5 DESATURASE-INDEX	43
5.6 VERGLEICH GEFANGENSCHAFT – FREIE WILDBAHN	44

6. MATERIAL UND METHODEN	45
---------------------------------------	-----------

7. RESULTATE.....	48
--------------------------	-----------

8. DISKUSSION

8.1 KRITIK DER METHODEN	
8.2 FS-ZUSAMMENSETZUNG VON TIEREN UND FUTTERMITTELN	58
8.2.1 EINFLUSS DER NAHRUNG.....	59
8.3 EINFLUSS DER VERDAUUNGSPHYSIOLOGIE	64
8.3.1 BAKTERIELLE FERMENTATION.....	64
8.3.1.1 Der Elefant – eine Besonderheit?	66
8.3.1.2 Vormagenfermentierer	67
8.3.1.3 Wale	69
8.3.1.4 Milch	71
8.4 EINFLUSS DER KÖRPERGRÖßE	71
8.5 DESATURASE-INDEX	76
8.6 VERGLEICH GEFANGENSCHAFT – FREIE WILDBAHN	78
8.6.1 DIREKT IN PUBLIKATIONEN DEMONSTRIERTE UNTERSCHIEDE	78
8.6.2 UNTERSCHIEDE AUF SPEZIESEBENE	
8.6.2.1 Unsaturation Index	
8.6.2.2 PUFA.....	83
8.6.2.3 N6-Fettsäuren	84
8.6.2.4 N3-Fettsäuren	85
8.6.2.5 N3/N6 Verhältnis	86
8.6.3 BEURTEILUNG DER ERGEBNISSE.....	87
8.6.4. ZUSAMMENFASSENDE BEWERTUNG	87
8.6.4.1 Potentielle Ursachen	88
8.6.4.2 Potentielle Konsequenzen.....	90
8.6.5 ZUKÜNFTIGE VERBESSERUNGEN IN DER ZOOTIERFÜTTERUNG	94

9. LITERATURVERZEICHNIS.....	99
-------------------------------------	-----------

10. APPENDIX.....	142
--------------------------	------------

1. Zusammenfassung

Das Fettsäure(FS)-Muster von Organismen wurde in einer unübersichtlichen Vielzahl von Publikationen dargestellt. Da die klinische Relevanz des FS-Musters verschiedener Gewebe bei Mensch und Tier für viele Krankheitskomplexe unumstritten ist, war das Ziel der vorliegenden Arbeit, verfügbare Daten zu FS bei Tieren zu katalogisieren und hinsichtlich verschiedener Fragestellungen auszuwerten. Es wurden Daten zu 290 Wirbeltierarten aus 609 Publikationen gesammelt.

Unter anderem wurden folgende Ergebnisse erzielt:

Der bei Wiederkäuern bekannte Effekt der Sättigung mehrfach ungesättigter FS (PUFA) im Vormagen lässt sich auch bei anderen Vormagenfermentierern nachvollziehen.

Daten zu Leber- und Muskellipiden unterstützen die Hypothese, dass mit steigender Körpermasse der Anteil an Docosahexaensäure bei gleich bleibendem PUFA-Anteil sinkt; phylogenetische Effekte sind jedoch nicht auszuschliessen.

Berechnete Indices zur Charakterisierung von Enzymaktivität (Desaturase-Index) können sich mit der Körpermasse verändern und sollten nur bei Tieren auf ähnlichem Futter verglichen werden.

In Gefangenschaft gehaltene Fische, Vögel und herbivore Säuger weisen durchweg niedrigere Anteile an PUFA und n3-FS auf, als ihre freilebenden Artgenossen. Dies wird in verschiedenen Fällen mit geringerem Nachzuchterfolg und anderen klinischen Symptomen in Zusammenhang gebracht. Aufgrund des FS-Musters verschiedener Futterpflanzen und -tiere werden Empfehlungen für eine Verbesserung der Zootierfütterung gemacht.

2. Abstract

The fatty acid (FA) pattern of organisms has been documented in a confusing multitude of publications. As the clinical relevance of the FA pattern of different tissues in man and animals is undebated with respect to certain disease complexes, and is suspected with respect to some more, this study aimed at compiling available data on FA in animals and performing a variety of analyses. Data on 290 vertebrate species were compiled from 609 publications.

Amongst others, the following results were generated:

The well-known effect of polyunsaturated fatty acid (PUFA) saturation in the forestomach of ruminants can be demonstrated in other foregut fermenters as well.

Data on liver and muscle lipids support the hypothesis that the proportion of docosahexaenoic acid decreases with increasing body mass, while the proportion of PUFA remains constant; however, phylogenetic effects cannot be ruled out.

Calculated indices for the characterization of enzyme activity (desaturase-index) can vary with body mass and should only be compared in animals consuming a similar diet.

In captivity, fish, birds and herbivorous mammals consistently have lower proportions of PUFA and n3-FA than their free-ranging conspecifics. In several cases, this has been associated with diminished reproductive success and other clinical symptoms. Based on the FA pattern of feeds and prey animals, recommendations for an improvement of the nutrition of captive wild animals are made.

Abkürzungsverzeichnis

AA	Arachidonsäure
ALA	α -Linolensäure
CoA	Coenzym A
CPG	Cholin-Phosphoglyceride
DGE	Deutsche Gesellschaft für Ernährung
DHA	Docosahexaensäure
EFA	Essentielle Fettsäuren
EPA	Eicosapentaensäure
EPG	Ethanolamino-Phosphoglyceride
FS	Fettsäure
LA	Linolsäure
MUFA	Einfach ungesättigte Fettsäuren
PL	Phospholipide
PUFA	Mehrfach ungesättigte Fettsäuren
SFA	Gesättigte Fettsäuren
TG	Triglyceride
Tot	Total
UI	Unsaturation Index
Δ 6 Des I	Δ 6 Desaturase Index

3. Einleitung

Den Fetten, entscheidenden Bausteinen des menschlichen und tierischen Körpers, kommen im Stoffwechsel vielfältige Rollen zu. Sie sind neben den Proteinen die quantitativ am häufigsten vorkommenden Bestandteile des Körpers und werden als Energielieferanten, Zellwandbestandteile und auch Botschaftersubstanzen genutzt (POND 1998). Ebenso wie Proteine in einzelne Nukleinsäuren zerlegt und analysiert werden können, so können auch Fette mit verschiedenen Methoden aufgespalten und ihre FS-Muster gemessen werden.

Dies wird seit den fünfziger Jahren vermehrt praktiziert, und ebenso lange werden auch schon Artikel über die unterschiedlichsten Tierarten und ihre FS-Zusammensetzungen in verschiedenen Geweben publiziert (FOLCH et al., 1957; SUKHIJA und PALMQUIST, 1988). Die Anzahl entsprechender Publikationen ist mittlerweile so enorm angewachsen, dass es sehr schwierig ist, einen Überblick über die Ergebnisse zu erhalten. Übersichtsarbeiten, in denen die publizierten Daten zusammenfassend betrachtet werden, fehlen nahezu völlig.

Mit dieser Arbeit wird versucht, einen Überblick über die bisherigen Publikationen zu geben und diese sinnvoll auszuwerten. Damit soll einerseits eine Katalogisierung der FS-Muster von Tieren und ihrer Nahrung erreicht werden; andererseits sollen bestimmte Hypothesen zu FS-Mustern publikationsübergreifend überprüft werden. So geht z. B. HULBERT (1999, 2002) aufgrund von Überlegungen zum Energiehaushalt davon aus, dass der Anteil gesättigter FS in Körpergeweben mit der Körpermasse zunimmt. CLAUSS und GHEBREMESKEL (2001) vermuten, dass Wildtiere in Menschenobhut stets niedrigere Anteile an mehrfach ungesättigten FS, insbesondere an n3-FS, aufweisen, als Tiere derselben Art in freier Wildbahn. BAUER et al. (2000) schließen aufgrund eines Vergleiches des FS-Musters von Spitzmaulnashorn, Katze und Hund darauf, dass beim Spitzmaulnashorn eine bestimmte Desaturase eine ungewöhnlich niedrige Aktivität besitzt – ohne dies mit anderen Pflanzenfressern zu vergleichen. Die Datensammlung dieser Arbeit soll dazu beitragen, entsprechende Fragestellungen im Überblick beantworten zu können.

4. Schrifttum

4.1 Allgemeines zu FS

4.1.1 Historisches

Bereits 480 v. C. bemerkte Hippokrates, dass die Gesundheit des Menschen mit von seiner Nahrung beeinflusst wird (SIMOPOULOS, 1998c). Das Konzept, dass Fett für Wachstum und Entwicklung des Körpers von Mensch und Tier unentbehrlich ist, wurde bereits in den dreißiger Jahren des letzten Jahrhunderts entwickelt (BURR und BURR, 1929; UAUY et al., 1996). Doch bis in die sechziger Jahre hinein wurden die essentiellen FS (EFAs) nur am Rande betrachtet. Damals wurden Mangelerkrankungen an Kleinkindern, die mit Produkten auf Magermilchbasis gefüttert worden waren, untersucht, und die EFAs rückten ins Rampenlicht der Forschungslabore (HANSEN et al., 1963; CALDWELL et al., 1972; WHITE et al., 1973; UAUY et al., 1996). Es kristallisierte sich heraus, dass die FS im Körper durch die Nahrung beeinflusst werden können (CRAWFORD et al., 1969, 1970, 1986; LEAT und BAKER, 1970; 1986; ROUVINEN et al., 1989; KÄKELÄ und HYVÄRINEN, 1998).

Neben gesättigten FS finden wir in der Nahrung einfach und mehrfach ungesättigte FS. Aufgrund ihrer unterschiedlichen Herkunft, Entstehung und biologische Wirkung unterscheidet man n9, n6 und n3-FS-Familien (WOLFRAM, 1989).

Seit den achtziger Jahren ist es allgemein akzeptiert, dass n6 und n3-FS eine wichtige Rolle in der menschlichen Ernährung spielen (UAUY et al., 1996).

4.1.2 Fettgewebe

4.1.2.1 Zur Lage und Beschaffenheit verschiedener Fettgewebe

Im tierischen Organismus kommen Fette hauptsächlich in Form von Depotfetten vor, die in verschiedenen Fettgeweben gelagert sind. Diese Depots dienen vielfach als Schutz gegen mechanische Einwirkungen, zur Wärmeisolierung und als Energiereserve (POND et al., 1992; COLBY et al., 1993). Zur Energiegewinnung sind sie aufgrund ihrer doppelt so hohen Verbrennungswärme pro Gewichtseinheit gegenüber Kohlehydraten und Proteinen bestens geeignet. Im Falle einiger aquatisch lebender Tierarten wird auch der Auftrieb im Wasser durch solche Fettablagerungen beeinflusst. Hierbei machen sich die Tiere die Tatsache zu nutze,

dass Fett weniger dicht ist als Wasser und deshalb darauf schwimmt (CRAWFORD und MARSH, 1989; POND, 1998).

Daneben finden sich Fette und fettähnliche Verbindungen als Bestandteile der einzelnen Organe. Namentlich als Strukturkomponenten von Zellmembranen kommt ihnen besondere funktionelle Bedeutung zu. Diese Organlipide dienen nicht als Reservestoffe und lassen sich nach ihrer Lokalisation von den Depotfetten unterscheiden (SCHUBERT, 1969; POND, 1998).

Das Depotfett findet sich dort, wo Wärmeschutz, Gleitmittel, Nährstoffreserve und mechanische Unterstützung gebraucht werden und wird seiner Lage entsprechend als Unterhautfettgewebe, intramuskuläres, perirenales, intraabdominales, Augenhöhlen- oder Pfotenpolsterfett angesprochen (POND, 1998). Je höher sein Anteil an ungesättigten FS ist, umso leichter wird das Fett in der Wärme flüssig. Deshalb enthalten Gewebe, die einer niedrigen Umgebungstemperatur ausgesetzt sind, Fett mit einem höheren Anteil an ungesättigten FS, um die Geschmeidigkeit der entsprechenden Körperregionen sicherzustellen (SCHUBERT, 1969; CHRISTIE, 1981; KÄKELÄ und HYVÄRINEN, 1995, 1996).

Außer dem weißen Fettgewebe findet sich vor allem bei Jungtieren und bei Winterschlaf betreibenden Tieren das so genannte braune Fettgewebe, das vor allem im Thorax in größeren Mengen abgelagert wird. Es wird zur Thermogenese, vor allem während des Winterschlafs und kurz nach der Geburt, genutzt (SPENCER et al., 1966; SHIVACHEVA, 1984).

Die Zusammensetzung der verschiedenen Fettpolster wird maßgeblich durch die Aufnahme von Nahrungsfetten beeinflusst (HILDITCH et al., 1941; MILLER et al., 1967, 1981; CRAWFORD et al., 1970; EICHHORN et al. 1986; RHEE et al., 1988; ARBUCKLE et al., 1991; OTTEN et al., 1993; CHERIAN und SIM, 1995). Hier ist zu erwähnen, dass verschiedene Gewebe unterschiedlich durch die Nahrungsaufnahme beeinflussbar sind. So verändert sich das Fettgewebe ganz drastisch durch die Futterzusammensetzung, wohingegen z.B. Gehirn und Spermien in ihrer FS-Zusammensetzung relativ fütterungsresistent sind. Andere Gewebe wie Leber, Muskel, Serum oder Plasma liegen in ihrer Ansprechbarkeit dazwischen. Allerdings können deutliche oder geringe messbare Veränderungen in den FS-Anteilen der verschiedenen Gewebe nicht gleichgesetzt werden mit einer Aussage über potentielle funktionelle Änderungen oder Effekte (BIERI et al., 1965; SKLAN und VOLCANI, 1972; EICHHORN et al., 1986; ARBUCKLE et al., 1991; ROUVINEN,

1991; VIPOND et al., 1993; BLESBOIS et al., 1997; DOWNS et al., 1997; KELSO et al., 1997a,b,c; SURAI et al., 1997; KÄKELÄ und HYVÄRINEN, 1998; POND, 1998; CRAWFORD, 2000; KIRSCH et al., 2000)

4.1.3 Die chemische Zusammensetzung von Fetten

Fette und Öle sind eine Gruppe von Chemikalien, die sich dadurch definiert, nur in organischen Lösungsmitteln wie Äther, Chloroform oder Benzol löslich zu sein. Fette sind bei Raumtemperatur fest, Öle hingegen flüssig; im Weiteren werden beide zu dem Begriff Lipide zusammengefasst (NEUMANN, 1968; POND, 1998).

Die FS ist der Grundbaustein der Fette. Alle FS bestehen aus einer Kette von Kohlenstoffatomen, die mit Wasserstoffatomen verbunden sind. Der Säureanteil leitet sich von der an einem Ende angelagerten –COOH Gruppe ab. FS sind zwar nur schwach reaktiv, können aber durch ihren Säureteil das Gleichgewicht der Zelle stören; deshalb werden sie normalerweise durch Esterbildung an Alkohole gebunden und als größere, komplexere Moleküle gelagert (LEHNINGER et al., 1982; POND, 1998).

FS können, je nach Länge und Sättigungsgrad, eingeteilt werden in:

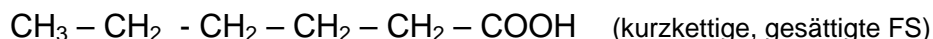
Geradkettige, gesättigte FS:

Ihre Summenformel lautet $C_nH_{2n}O_2$. Sie sind unterteilt in:

Kurzkettige mit bis zu 6 C-Atomen

Mittelkettige von 7 bis zu 12 C-Atomen

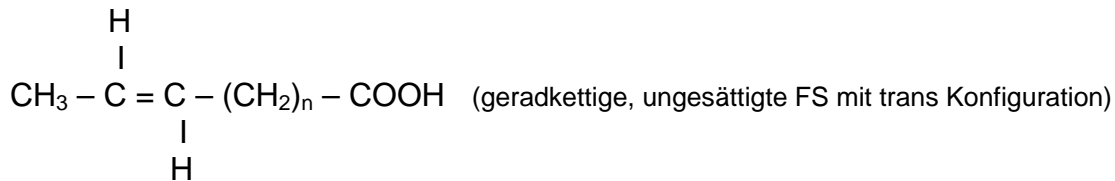
Langkettige mit mehr als 12 C-Atomen (LEHNINGER et al., 1982)



Die kürzer kettigen FS sind bei Körpertemperatur flüssig, mit zunehmendem Molekulargewicht werden die Säuren jedoch fest (POND, 1998).

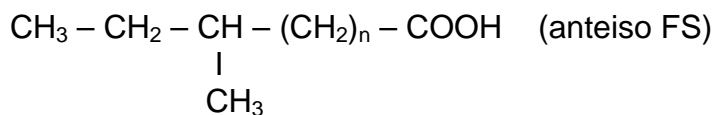
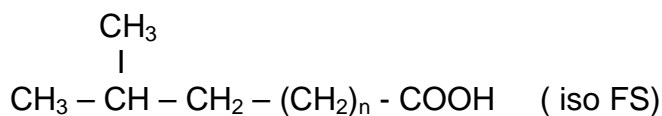
Geradkettige ungesättigte FS:

Durch das Auftreten von Doppelbindungen zwischen den C-Atomen werden die FS ungesättigt. Es gibt einfach ungesättigte FS mit nur einer Doppelbindung und der Summenformel $C_nH_{2n-2}O_2$ und mehrfach ungesättigte, mit der Summenformel $C_nH_{(2n-2)_n}O_2$. Durch das Auftreten von Doppelbindungen können sich auch Stellungsisomere in cis- und trans-Konfiguration bilden (LEHNINGER et al., 1982).



Verzweigt kettige FS:

Hier fungieren Methylgruppen als Seitenketten am zweitletzten (iso FS) oder drittletzten (ante-iso FS) C-Atom (SCHUBERT, 1969; WOLFRAM, 1989; POND, 1998).



Im Fettgewebe sind verschiedene Typen von FS-haltigen Verbindungen zu finden. Die wichtigsten sind Triglyceride, Phospholipide, freie FS, Cholesterin, Sulfolipide und Cerebroside. Dabei spielen die Triglyceride quantitativ die größte Rolle. Alle diese Bestandteile zeigen eigene FS-Muster, die von Tierart, Organ, Ernährungszustand, Futterzusammensetzung und anderen Faktoren abhängig sind (LEHNINGER et al., 1982).

Triglyceride, auch Triacylglycerine, Fette oder Neutralfette genannt, sind die einfachsten von FS gebildeten Lipide. Sie bestehen aus drei FS, die jeweils über eine Esterbindung mit einem einzelnen Glycerinmolekül verbunden sind. Sie dienen als Energiespeicher und Wärmeisolierung und sind im Allgemeinen hydrophob. Die Triglycerid-Fraktion ähnelt in ihrer Zusammensetzung in der Regel der des Depotfettes (das ja selber hauptsächlich aus Triglyceriden besteht) (GARTON, 1960). Strukturlipide in Membranen dagegen haben einen etwas anderen Aufbau.

Um die Membrandoppelschichtung zu bilden, benötigen diese Lipide einen hydrophoben und einen hydrophilen Anteil. Bei den Phospholipiden bildet ein über eine Phosphordiesterbindung angehängter Alkohol die polare Gruppe. Bei den Sulfolipiden wird das Phosphat durch Sulfat ersetzt. Cerebroside sind Strukturlipide mit ebenfalls einem polaren Kopf und zwei unpolaren Schwänzen. Sie enthalten jedoch kein Glycerin, sondern Sphingosin und ein Zuckermolekül. Cholesterin, das wichtigste Steroid in tierischen Geweben, ist ebenfalls amphipatisch. Es enthält eine polare Kopfgruppe und einen unpolaren Kohlenwasserstoffkörper, den Steroidkern (LEHNINGER et al., 1982). Im Gegensatz zur Triglyceridfraktion enthalten die Cholesterolester in der Regel einen deutlich höheren Anteil an ungesättigten FS als die Triglyceride (GARTON, 1960).

4.1.4 Zur Nomenklatur von FS

Verschiedene FS haben Trivialnamen, die sich meist durch die Pflanze ergeben, aus der sie erstmals isoliert werden konnten. So wird die C 14:0 FS Myristinsäure genannt, da sie erstmals aus den Samen des Muskatbaums *Myristica fragrans* gewonnen wurde, so wie Palminsäure 16:0 ein Produkt der Ölpalme *Elaeis guineensis* und der Kokospalme *Cocos nucifer* ist. Laurinsäure 12:0 wurde erstmals aus Lauraceen isoliert (POND, 1998).

Ganz allgemein jedoch werden die FS angesprochen, indem zuerst die Anzahl der C-Atome im Molekül genannt wird; nach einem Doppelpunkt folgt dann die Anzahl der Doppelbindungen, und danach wird durch ω - oder n- festgelegt, an welcher Stelle, ausgehend vom Methylende des Moleküls, sich die erste Doppelbindung befindet (siehe Tab. 1). Dies bedeutet, dass es sich bei 16:1n7, um eine Carbonsäure mit 16 C-Atomen und einer ungesättigten Bindung zwischen dem siebten und achten C-Atom, gezählt vom Methylende her, handelt (LEHNINGER et al., 1982).

Tabelle 1: Übersicht der häufigsten FS mit allen Namen (SCHUBERT, 1969; LEHNINGER et al., 1982; WOLFRAM, 1989)

Summenformel	Trivialname	Systematische Bezeichnung		Kurzbezeichnung	Abkürzungen
$C_{10}H_{20}O_2$	Caprinsäure	n-Decan	-säure	C 10:0	
$C_{11}H_{22}O_2$		n-Undecan	-säure	C 11:0	
$C_{12}H_{24}O_2$	Laurinsäure	n-Dodecan	-säure	C 12:0	
$C_{13}H_{26}O_2$		n-Tridecan	-säure	C 13:0	
$C_{13}H_{24}O_2$		Tridecen	-säure	C 13:1	
$C_{14}H_{28}O_2$	Myristinsäure	n-Tetradecan	-säure	C 14:0	
$C_{14}H_{26}O_2$		Tetradecen	-säure	C 14:1	
$C_{15}H_{30}O_2$		n-Pentadecan	-säure	C 15:0	
$C_{15}H_{28}O_2$		Pentadecen	-säure	C 15:1	
$C_{16}H_{32}O_2$	Palmitinsäure	n-Hexadecan	-säure	C 16:0	
$C_{16}H_{30}O_2$	Palmitoleinsäure	Hexadecen	-säure	C 16:1n9	
$C_{16}H_{28}O_2$		Hexadecandien	-säure	C 16:2	
$C_{17}H_{34}O_2$		n-Heptadecan	-säure	C 17:0	
$C_{18}H_{36}O_2$	Stearinsäure	n-Octadecan	-säure	C 18:0	
$C_{18}H_{34}O_2$	Ölsäure	Octadecen	-säure	C 18:1n9	
$C_{18}H_{32}O_2$	Linolsäure	Octadecadien	-säure	C 18:2n6	LA
$C_{18}H_{30}O_2$	α -Linolensäure	Octadecatrien	-säure	C 18:3n3	ALA
$C_{19}H_{38}O_2$		n-Nonadecan	-säure	C 19:0	
$C_{20}H_{40}O_2$	Arachinsäure	n-Eicosan	-säure	C 20:0	
$C_{20}H_{38}O_2$		Eicosen	-säure	C 20:1	
$C_{20}H_{36}O_2$		Eicosadien	-säure	C 20:2	
$C_{20}H_{34}O_2$		Eicosatrien	-säure	C 20:3n6	DGLA
$C_{20}H_{32}O_2$	Arachidonsäure	Eicosatetraen	-säure	C 20:4n6	AA
$C_{20}H_{30}O_2$		Eicosapentaen	-säure	C 20:5n3	EPA
$C_{22}H_{44}O_2$	Behensäure	n-Docosan	-säure	C 22:0	
$C_{22}H_{42}O_2$	Erucasäure	Docosen	-säure	C 22:1	
$C_{22}H_{40}O_2$		Docosadien	-säure	C 22:2	
$C_{22}H_{38}O_2$		Docosatrien	-säure	C 22:3	
$C_{22}H_{36}O_2$		Docosatetraen	-säure	C 22:4	
$C_{22}H_{34}O_2$		Docosapentaen	-säure	C 22:5	
$C_{22}H_{32}O_2$		Docosahexaen	-säure	C 22:6n3	DHA
$C_{24}H_{48}O$	Lignocerinsäure	n-Tetracosan	-säure	C 24:0	

4.1.5 FS-Analytik

Zur Aufspaltung der verschiedenen Fettgewebe in ihre Bestandteile und zur Bestimmung der einzelnen FS-Anteile gibt es viele Methoden, die sich jedoch auf einige grundlegende Schritte reduzieren lassen (FOLCH et al., 1957; DUNCAN und GARTON, 1967; TANHUANPÄÄ und PULLIAINEN, 1975; CORDAIN et al., 2002).

Zuerst werden die Gewebeproben zerkleinert, und anschließend mit Methanol und Chloroform extrahiert (OSTRANDER und OSTRANDER, 1962). Die Lipide werden durch Dünnschicht-Chromatographie in die Hauptbestandteile Triglyceride, Phospholipide, freie FS, Cholesterin, Sulfolipide und Cerebroside aufgetrennt (MANGOLD, 1965). Phospholipide und Triglyceride werden von der Platte abgenommen und in ihre FSmethylester übergeführt (LUDDY et al., 1960). Anschließend werden sie mit Hilfe der Gaschromatographie in die verschiedenen, einzelnen FS aufgetrennt. Mit Hilfe von Standards (GHEBREMESKEL et al., 1995) oder publizierten Werten (FARQUHAR et al., 1959) können die Banden identifiziert werden. Der Anteil der verschiedenen MethylFS wird dann rechnerisch bestimmt. Die Angabe des Anteils für die einzelnen FS erfolgt in mol %, und nicht in absoluten Werten. Dadurch ist es möglich, verschiedene Analysen zu vergleichen, soweit die gleichen FS aufgetrennt wurden (PECSOK, 1959; TANHUANPÄÄ und PULLIAINEN, 1975). Um Futtermittel oder Kot zu analysieren, gibt es ähnliche Prozeduren. Hierbei werden die Pflanzen, Milchfette oder Faezes zerkleinert, flüssig extrahiert, gereinigt und anschließend esterifiziert. Nun kann ebenso die Gas-Chromatographie folgen (SUKHIJA und PALMQUIST, 1988).

4.2 Zum FS-Stoffwechsel

4.2.1 Grundlegende Mechanismen

4.2.1.1 Aufbau und Mobilisierung der Fettgewebe

Die in den Körper gelangenden Nahrungsfette werden im Dünndarm, nach Emulgierung durch die Gallensäuren, von der Pankreas-Lipase unter Abspaltung von FS zu Monoglyceriden, Diglyceriden und freien FS hydrolysiert. Die Monoglyceride und die freien langkettigen FS werden in der Darmwand wieder zu Triglyceriden zusammengesetzt und als Chylomikronen vom Lymphsystem abtransportiert, während die FS mit weniger als 12 C-Atomen direkt von der Blutbahn aufgenommen und zur Zelle transportiert werden. Nach dem Eintritt der Triglyceride in die Fettgewebszelle werden diese durch Lipasen wieder in Glycerin und freie FS

gespalten. Diese verbinden sich mit Malonyl-CoA und bilden mit dem aus Glukose entstandenen Glycerinphosphat Triglyceride. Bei gedecktem Energiebedarf wandelt das Fettgewebe einen erheblichen Anteil von Glukose und FS zu Triglyceriden um. Bei Energiemangel wird entsprechendes Fettgewebe abgebaut, um Glukose wieder freizusetzen (SCHUBERT, 1969; CHRISTIE, 1981; CRAWFORD und MARSH, 1989; POND, 1998). Die Mobilisation von FS erfolgt dabei selektiv; kurzkettige FS werden eher als langkettige, und ungesättigte FS werden eher als gesättigte mobilisiert (RACLOT et al., 1993, 1995; CONNOR et al., 1996; HALLIWELL et al., 1996). Entsprechend diesen Beobachtungen fanden HILDITCH und PEDELTY (1940), dass bei Schweinen mit der Länge des Futterentzuges – also in einem Zustand der Fettmobilisation - der Anteil von PUFA am Körperfett abnahm. SOPPELA et al. (2000) und SOPPELA und NIEMINEN (2002) fanden dementsprechend bei Rentieren in einer Zeit ungenügenden Nahrungsangebots einen geringeren Anteil an PUFA und interpretierten diesen Befund als Hinweis für eine selektive FS-Mobilisation.

4.2.1.2 Synthese

Alle Säugetiere können aus Acetyl-CoA de novo FS synthetisieren. Das Endprodukt des Enzyms FS-Synthetase ist die Palmitinsäure (16:0), die bis zur Stearinsäure (18:0) weiter verlängert werden kann (CALDER, 1996a). Jedoch besteht wenig Bedarf für die Neusynthese gesättigter FS, da diese normalerweise in genügender Menge mit der Nahrung aufgenommen werden. Dahingegen brauchen Zellmembranen ungesättigte FS, um ihre Struktur und Funktion aufrecht zu erhalten. Deshalb gibt es einen Mechanismus, der Doppelbindungen in FS einführen kann (Desaturation) (CALDER, 1996a). Zwischen dem Methylen- und dem 9. Kohlenstoffatom können Mensch und Säuger keine Doppelbindung einführen, da das entsprechende Enzymsystem fehlt. Ab Position 9 ist das in allen FS möglich. Daraus folgt, dass die FS der n9 Familie mit dem einfachsten Vertreter, der Ölsäure (18:1n9) und alle höher ungesättigten FS dieser Reihe vom Organismus selbst synthetisiert werden können. Die FS der n6 und n3 Familien mit der ersten Doppelbindung beim 6. bzw. 3. Kohlenstoffatom sind essentiell und müssen von Mensch und Tier (den Vertebraten) mit der Nahrung aufgenommen werden (SCHUBERT, 1969; CHRISTIE, 1981; BUDOWSKI und CRAWFORD, 1986; WOLFRAM, 1989; CALDER, 1996a; POND, 1998). Pflanzen, ungleich den Vertebraten, können Linol- und Linolensäure

bilden. Viele marine Pflanzen, darunter speziell die Algen, führen auch Kettenverlängerung und weitere Desaturierung der beiden Säuren aus. Hierbei ergeben sich die Produkte AA (20:4n6), EPA (20:5n3) und DHA (22:6n3). Deren Transport durch die Nahrungskette, bis zum Fisch, erklärt die Anteile dieser PUFAs in Seefisch-Ölen (WOLFRAM, 1989; CALDER, 1996a). Die Hauptquelle für Linolsäure sind pflanzliche Öle, Nüsse, Samen und Fleisch; im Gegensatz dazu findet sich Linolensäure hauptsächlich in grünen Pflanzenteilen, Gras, Seetang und Fisch (WILLIAMS et al., 1977; CHRISTIE, 1981; MACDONALD et al., 1984a,b; WOLFRAM, 1989; BAUER, 1997; POND, 1998).

Aus Linolsäure (18:2n6) und α -Linolensäure (18:3n3), als den einfachsten Vertretern der essentiellen FS, werden auch im Tierkörper durch Kettenverlängerung und Einführung neuer Doppelbindungen zum Carboxylende hin höher molekulare Verbindungen gebildet (MACDONALD et al. 1984a,b; WOLFRAM, 1989).

Die Arachidonsäure (20:4n6) ist wichtiger Bestandteil in Phospholipiden der Zellmembran und der Lipoproteine und dient als Vorläufer für Eicosanoide. Die Eicosapentaensäure (20:5n3) (EPA) ist das entsprechende Folgeprodukt der α -Linolensäure und ebenfalls Vorläufer für Eicosanoide. Die verschiedenen Eicosanoide spielen bei Entzündungsvorgängen unterschiedliche Rollen. Auf diese wird im Kapitel Immunologie (4.4.2.4) näher eingegangen.

EPA kann durch weitere Kettenverlängerung und Desaturierung zu Docosahexaensäure (22:6n3) (DHA) umgebaut werden. Letztere ist vor allem im Nervengewebe vertreten und spielt wahrscheinlich an den Synapsen und in den Sehzellen der Retina eine wichtige Rolle (CAMPBELL, 1997; CRAWFORD et al., 1991; ZIBOH, 1996)

Beim Menschen konkurrieren die drei Familien ungesättigter FS bei der Synthese ihrer höher molekularen und stärker ungesättigten Derivate um ein gemeinsames Enzymsystem des endoplasmatischen Retikulums der Zellen (WOLFRAM, 1989). Als erstes beteiligtes Enzym hat die $\Delta 6$ Desaturase Schrittmacherfunktion. Ihre Aktivität wird durch die entstehenden Produkte, die Zusammensetzung der Nahrung, durch Hormone und weitere Faktoren beeinflusst. Die n3-FS haben die größte Affinität zu diesem Enzymsystem, die n9-FS die geringste. Demzufolge hemmt α -Linolensäure kompetitiv die Desaturierung von Linolsäure und noch stärker die von Ölsäure. Bei der üblichen menschlichen Ernährung überwiegt mengenmäßig die Linolsäure so

stark, dass die Bildung der langkettigen Derivate EPA und DHA aus α -Linolensäure nur sehr langsam abläuft (CRAWFORD et al., 1986; WOLFRAM, 1989).

Eine ausreichende Versorgung mit Linolsäure und α -Linolensäure verhindert die Bildung der Eicosatriensäure (20:3n9), die bei einem Mangel der essentiellen FS ansteigt, während gleichzeitig Arachidonsäure (20:4n6) bzw. Eicosapentaensäure (20:5n3) abnehmen (siehe Tab.2) (CAMPBELL, 1995; DAVENPORT et al. 2000; BITTNER et al., 1988). Daraus resultiert ein Trien/Tetraen-Verhältnis in den Lipiden, das als Kriterium für einen Mangel an Linol- und Linolensäure von HOLMAN (1968) erstmals beschrieben wurde, der so genannte Holman-Index (HI). Der Holman-Index errechnet sich wie folgt: $HI = 20:3n9 / 20:4n6$ (Angaben jeweils in % aller FS). Bei Ratten z.B. kann das normale Trien/Tetraen-Verhältnis von 0.4 im Fall eines Mangels auf über 5.0 im Herzmuskel ansteigen (HOLMAN, 1968).

Auch andere FS-Indices sind beschrieben worden, um weitere Rückschlüsse auf Enzymaktivitäten zu ziehen. Hierbei werden in der Regel die Syntheseprodukte des entsprechenden Enzyms zu dem Ausgangssubstrat für dieses Enzym in Beziehung gesetzt. So wird z. B. der $\Delta 6$ Desaturase-Index berechnet, indem die Summe der Anteile von 20:4n6 und 20:3n6 durch den Anteil an 18:2n6 dividiert wird (SINCLAIR et al., 1979).

Tabelle 2: Bildung der 3 FS-Familien und die entsprechenden Enzyme. Aus den unterstrichenen FS werden Eicosanoide gebildet. Die Affinität zur $\Delta 6$ Desaturase nimmt von links nach rechts ab (WOLFRAM, 1989)

	ω -3	ω -6	ω -9
	22:6	22:5	22:4
$\Delta 4$ Desaturase	↑↑	↑↑	↑↑
	22:5	22:4	22:3
Elongase	↑↑	↑↑	↑↑
	<u>20:5</u>	<u>20:4</u>	20:3
$\Delta 5$ Desaturase	↑↑	↑↑	↑↑
	20:4	<u>20:3</u>	20:2
Elongase	↑↑	↑↑	↑↑
	18:4	18:3	18:2
$\Delta 6$ Desaturase	↑↑	↑↑	↑↑
	18:3	18:2	18:1
	α -Linolensäure	Linolsäure	Ölsäure

4.2.1.3 Der Einfluss der Fütterung auf die FS-Zusammensetzung

Die FS-Zusammensetzung des Körpers wird wesentlich durch die FS-Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung bestimmt. Es ist schwierig, den Ursprung dieser Erkenntnis festzustellen; CRAWFORD und CRAWFORD (1972) und CRAWFORD und MARCH (1989) waren vermutlich Vorreiter darin, diese Erkenntnis breitenwirksam populär zu machen.

Die Anzahl der Studien, die diesen Zusammenhang belegen, ist zu groß, um sie hier einzeln aufzuführen; daher sind hier nur exemplarisch einige Arbeiten mit verschiedenen Tierarten zitiert (GARTON et al., 1971; SHULTZ und FERGUSON, 1974a,b; MORTON und LIEBMAN, 1974; VAN DER HORST et al., 1975; SANDIFER und JOSEPH, 1976; HULAN et al., 1983; HANSON et al., 1985; JOSEPH et al., 1985; ROUVINEN et al., 1989; LANDS et al., 1990; BANERJEE et al., 1992; OTTEN et al., 1993; BELL et al., 1994; CHARNOCK und POLETTI, 1994; HILL und HILL, 1999; KIRSCH et al., 1999). Verschiedene Gewebe und Lipidfraktionen sprechen dabei unterschiedlich stark auf Veränderungen im FS-Muster der Nahrung an. Es sind jedoch keine Studien bekannt, in denen gezeigt wurde, dass die Zusammensetzung des aufgenommenen Fettes keinen Einfluss auf die FS-Zusammensetzung des Körpers hat. An dieser Stelle soll auf diese allgemein bekannte Tatsache insbesondere deshalb hingewiesen werden, weil vereinzelte Studien, die Unterschiede zwischen verschiedenen Tierarten untersuchen, diese Tatsache nicht berücksichtigen (MATTSON et al., 1964; BRÜGGEMANN et al., 1969; COUTURE und HULBERT, 1995; MEYER et al., 1998; HULBERT und ELSE, 1999; HULBERT et al., 2002a,b)

Beispielhaft soll hier nur auf eine Studie eingegangen werden. CARTLAND-SHAW et al. (1998) haben zwei interessante Nahrungsketten erstellt. Sie verglichen frei lebende und in Gefangenschaft gehaltene Brückenechsen hinsichtlich ihrer Nahrung. Auch in diesen Fällen zeigt sich, dass die Plasma-Phospholipide der Reptilien sich hinsichtlich der n3- und n6-FS an die aufgenommene Nahrung anpassen. Es zeigt sich beispielsweise, dass die sich im Winter (hier August) hauptsächlich von Insekten ernährenden, frei lebenden Echsen in der FS-Zusammensetzung des Plasma keine großen Unterschiede zu ihren, in Gefangenschaft gehaltenen und mit Insekten gefütterten, Artgenossen zeigen. Eine jahreszeitliche Veränderung konnte jedoch gezeigt werden. Während des neuseeländischen Sommers (hier Februar) ernähren sich die Echsen zusätzlich zur ganzjährigen Insektendiät auch mit Eiern und Küken

eines Seevogels (reich an n3-FS). Diese diätetische Änderung spiegelt sich auch im FS-Gehalt des Plasma wider; es zeigt im Februar höhere Anteile an EPA und DHA.

4.2.1.4 Antioxidantien und FS

Das Funktionieren vieler Abläufe im menschlichen und tierischen Organismus hängt von der Präsenz mehrfach ungesättigter FS ab. Diese müssen aufgenommen, um- bzw. eingebaut und vor Zerstörung geschützt werden. Das größte Problem hierbei ist die peroxidative Zerstörung der PUFAs (CRAWFORD und MARSH, 1989; COCKBURN, 1998; POND, 1998). Um der Oxidation vorzubeugen, existieren in der Nahrung und im Körper von Mensch und Tier verschiedenste Anti-Oxidantien und Enzymsysteme. Hierbei sind Vitamin A, C und E und deren Vorstufen mit die wichtigsten durch die Nahrung aufgenommenen Radikalfänger. Sie sind meist in eben jenen Futtermitteln zu finden, in denen auch hohe Anteile von mehrfach ungesättigten FS (vor allem Linolensäure) enthalten sind, z. B. grünem Gras und Blättern (CRAWFORD und MARSH, 1989; SPEAKE et al., 1999). Durch maschinelle Bearbeitung oder lange Lagerung kommerzieller Futtermittel werden viele enthaltene Vitamine zerstört. Somit stehen den Tieren – wenn nicht supplementiert wird - nicht genug Antioxidantien zur Verfügung und es treten Fortpflanzungsprobleme oder Erkrankungen im Zusammenhang mit zerstörten FS auf (CRAWFORD und MARSH, 1989). Ein Beispiel hierfür ist die ernährungsbedingte Enzephalomalazie des Huhnes, die durch einen Vitamin E-Mangel ausgelöst wird (BUDOWSKI und , CRAWFORD, 1986; BUDOWSKI et al., 1987; CRAWFORD und MARSH, 1989; CRAWFORD et al., 1991).

Andere Untersuchungen, vor allem an Vögeln, zeigen, dass die Aktivitäten der körpereigenen antioxidativen Enzymsysteme, wie z.B. Superoxid-Dismutase oder Glutathion-Peroxidase, mit der steigenden Aufnahme von PUFAs ebenfalls ansteigen (SURAI et al., 1998). Die Kapazität dieser Enzymsysteme ist jedoch altersabhängig; sie nimmt mit steigendem Alter ab (KELSO et al., 1997a). Grundsätzlich ist also eine genügend hohe Aufnahme von antioxidativ wirksamen Substanzen, zeitnah mit der Aufnahme von PUFAs, eine wichtige Voraussetzung, um deren Wirksamkeit zu gewährleisten (CRAWFORD und MARSH, 1989; SURAI et al., 1997; COCKBURN, 1998; POND, 1998; SPEAKE et al., 1999).

4.2.2 Speziesspezifische Besonderheiten

4.2.2.1 Pflanzenfresser und der Einfluss der Verdauungsphysiologie auf die FS-Zusammensetzung

Pflanzenfressende Wirbeltiere sind für die Verdauung von Pflanzenmaterial auf die Fermentationsaktivität symbiontischer Darmflora angewiesen. Diese Mikroorganismen hydrogenieren (sättigen) die im Nahrungsbrei vorhandenen ungesättigten FS; Bakterien und Protozoen selber bestehen auch zum größten Teil aus gesättigten und einfach ungesättigten FS (HARFOOT, 1981). Die anatomische Lage der „Fermentationskammer“ in Bezug zum Dünndarm, dem Ort der FS-Absorption, ist daher entscheidend für die FS-Zusammensetzung der im Dünndarm anflutenden Ingesta. Bei Dickdarm-Fermentierern gelangen die Nahrungs-FS unverändert in den Dünndarm; bei Vormagenfermentierern hingegen ist der Grossteil der Nahrungs-FS verändert, und im Dünndarm fluten vor allem gesättigte und einfach ungesättigte FS an (CHRISTIE, 1981). Daher ist das Körperfett von Wiederkäuern von festerer Konsistenz als das von Pferden, Schweinen oder Hühnern (GARTON, 1960). Die Hydrogenierung von PUFAs im Vormagen ist bei Wiederkäuern beinahe vollständig was ALA betrifft, und beträgt 60-95 % für LA (DOREAU und FERLAY 1994). Auch HOFLUND et al. (1956) fanden, dass ALA im Vormagen von Schafen rascher abgebaut wurde als LA; SHORLAND et al. (1955) zeigten, dass von den ungesättigten FS von Weidegras die ALA besonders effektiv hydrogeniert wurde. Zur Bedarfsdeckung an EFA sind Wiederkäuer daher auf den geringen Anteil an PUFAs angewiesen, der der bakteriellen Veränderung im Vormagen entgeht, und es wurde bemerkt, dass es erstaunlich ist, dass diese geringen Mengen offenbar ausreichend sind (CRAWFORD et al., 1991; VAN SOEST, 1994). Quantitative Daten zum EFA-Bedarf von Wiederkäuern fehlen (DOREAU und FERLAY 1994). Es wurde jedoch postuliert, dass Wiederkäuer offensichtlich einen deutlich geringeren EFA-Bedarf haben müssen als monogastrische Tiere (LEAT und HARRISON, 1972; NOBLE, 1981; VAN SOEST, 1994).

Aus diesen Gründen ist die FS-Zusammensetzung des Körper- und Milchfettes von Wiederkäuern auch weitaus schwieriger diätetisch zu manipulieren als bei Monogastriern (CHRISTIE, 1981; CRAWFORD et al., 1986; DOREAU und FERLAY, 1994; ASHES et al., 1998). Analog zu den Beobachtungen bei Wiederkäuern sollte die FS-Zusammensetzung des Körperfetts bei anderen Vormagenfermentierern wie Kamelen, Flusspferden, Faultieren, Pekaris, bestimmten Affenarten und Känguruhs

(LANGER, 1988) ebenso durch einen höheren Anteil gesättigter oder nur einfach ungesättigter FS charakterisiert sein.

Innerhalb der Wiederkäuer sollte der Grad, zu dem die PUFAs aus der Nahrung durch die Pansenbakterien verändert werden, von der Verweilzeit der Ingesta im Vormagen abhängen – je länger die Verweilzeit, desto höher der Anteil der durch die Bakterien veränderten FS. Aufgrund dieser Überlegungen betrachten MEYER et al. (1998) und ROWELL-SCHAEFER et al. (2001) das vermehrte Vorkommen von PUFAs im Körperfett von Laub fressenden Wiederkäuern als einen Hinweis auf eine kürzere Ingesta-Verweilzeit im Vormagen dieser Spezies (MEYER et al., 1998; ROWELL-SCHÄFER et al., 2001).

Die bakteriellen Vorgänge im Vormagen führen zudem zu einem vermehrten Auftreten von Trans-FS und verzweigt kettigen FS, die ebenfalls im Körperfett von Wiederkäuern zu finden sind (CHRISTIE, 1981); auch diese Formen sollten bei anderen Vormagen-Fermentierern zu finden sein.

Der Kot von Pflanzenfressern – unabhängig vom Fermentationstyp – enthält Trans-FS, also durch Darmbakterien hydrogenierte ungesättigte FS (HARTMAN et al., 1958). Dies spricht dafür, dass auch bei Dickdarmfermentierern die Darmbakterien prinzipiell die gleichen Veränderungen an den zu ihnen gelangenden Nahrungsfetten vornehmen – nur dass bei ihnen die so veränderten FS nicht mehr in den Organismus absorbiert werden.

4.2.2.2 Die Sonderstellung reiner Fleischfresser

Bei Katzen weist das Enzym $\Delta 6$ -Desaturase eine ausgesprochen geringe Aktivität auf (RIVERS et al., 1975), und somit fehlt die Möglichkeit, in der Leber aus Linolsäure Arachidonsäure in relevanter Quantität herzustellen. Deshalb ist also für die Katze auch Arachidonsäure eine essentielle FS (FRANKEL und RIVERS, 1978; MACDONALD et al., 1983, 1984a,b). Das fehlen dieses Enzymsystems bei der Katze – die ja im Vergleich mit vielen weniger strikt carnivoren Wirbeltieren auch andere Besonderheiten, wie z. B. die Essentialität von Taurin, Niacin, Vitamin D, Vitamin A etc. aufweist, wird als Teil einer evolutionären Anpassung an eine Nahrung interpretiert, die die entsprechenden Produkte stets zuverlässig liefert und somit den Unterhalt derartiger Enzymsysteme für den Organismus überflüssig macht (RIVERS et al., 1975; BAUER, 1997; MORRIS, 2002). Vergleichbare Besonderheiten sind auch bei anderen strikt carnivoren Tieren zu erwarten (MACDONALD et al., 1984a,b;

BAUER, 1997; MORRIS, 2002). Hinsichtlich der Essentialität von Arachidonsäure wurde die gleiche Beobachtung auch beim Löwen gemacht (RIVERS et al., 1976), beim Heilbutt (OWEN et al., 1975) und beim Moskito (DADD, 1980) – Tierarten, die strikt carnivor bzw. sanguinivor leben.

4.2.2.3 Der Zusammenhang von Körpergröße, Aktivität und Lebenserwartung mit der FS-Zusammensetzung

Die Forschungsgruppe von A. J. Hulbert publizierte eine Reihe von Artikeln, die einen Einfluss der Körpergröße von Säugetieren auf die FS-Zusammensetzung von Membran-Phospholipiden postulieren. Es wird dabei geschlussfolgert, dass größere Tiere – mit einer geringeren Stoffwechselrate pro Einheit Körpermasse – einen geringeren Anteil an PUFAs und einen erhöhten Anteil an gesättigten FA in ihren Membranlipiden aufweisen. So fanden COUTURE und HULBERT (1995) einen sinkenden Anteil an DHA in den Membranphospholipiden von Mäusen, Ratten, Kaninchen, Schafen und Rindern; die an die jeweiligen Spezies verfütterten Rationen wurden dabei nicht angegeben. Aufgrund der Ausführungen unter 4.2.2.1 verwundert eine Abnahme von PUFAs, in einer Artenauswahl bei der Wiederkäuer die größten Tiere darstellen, mit zunehmender Körpermasse nicht. Dennoch ist bemerkenswert, dass der Anteil an DHA im Gehirn spezies-unabhängig hoch war in dieser Studie, während in den Membranlipiden von Herz- und Skelettmuskel offenbar bei den größeren Tieren geringere Anteile an PUFA toleriert werden, was nach diesen Autoren vermutlich mit einer geringeren Membranpermeabilität und daher metabolischer Aktivität einhergeht. Eine ähnliche Datensammlung, mit einer vergleichbaren Artenzusammensetzung (die größten Tiere waren Wiederkäuer) legten HULBERT et al. (2002a) vor; in dieser Studie zeigte sich wiederum, dass sich der Unterschied im FA-Anteil mit zunehmender Körpergröße auf den Anteil an DHA konzentriert. Da der Anteil an DHA im Herzmuskel mit der Herzschlagfrequenz bei Säugern korreliert (die bei kleinen Tieren höher ist aufgrund ihrer höheren Stoffwechselrate) (GUDBJARNASON et al., 1978) und die Phospholipide von Leber und Niere bei Säugern einen höheren Anteil an DHA aufweisen als die von Reptilien (mit einer geringeren Stoffwechselrate) (HULBERT und ELSE, 1989), liegt der Schluss nahe, dass der Anteil an DHA in Muskellipiden mit der Stoffwechselrate korreliert, und größere Tiere dementsprechend einen geringeren Anteil an DHA in ihren Muskellipiden aufweisen bzw. tolerieren können. HULBERT et al. (2002a)

demonstrierten den gleichen Zusammenhang zwischen DHA-Anteil der Muskellipide und Körpergröße bei Vögeln, und VALENCAK et al. (2003) legten eine erweiterte Datensammlung vor, bei der der Anteil an PUFA in Muskellipiden tendenziell, aber nicht signifikant mit der Körpergröße abnahm. INFANTE et al. (2001) fanden besonders hohe Anteile an DHA in schnell kontrahierenden Muskeln von Kolibris und Klapperschlangen, was für die Theorie spricht, dass der Anteil an DHA mit der Frequenz der Kontraktionen eines Muskels – und damit auch der Stoffwechselrate des Organismus – korreliert. PAMPLONA et al. (1998, 1999a) zeigten, dass der Anteil an DHA in Lebermitochondrien- und Muskellipiden von Tierarten mit einer höheren Lebenserwartung geringer ausfällt. Die geringeren Anteile an DHA in den entsprechenden Lipiden von Vögeln im Vergleich zu Säugern ähnlicher Körpergröße werden dabei mit der generell längeren Lebenserwartung von Vögeln in Zusammenhang gebracht (PAMPLONA et al., 1999bc). Schließlich zeigten WU et al. (2004), dass die Membranlipide der Nieren von Rindern einen höheren Anteil an DHA aufweisen als die von Krokodilen – obwohl aufgrund der Ernährungsphysiologie und des Ernährungstyps das umgekehrte Ergebnis zu erwarten wäre. Diese Studien belegen eindrücklich, dass die Körperzusammensetzung von Wirbeltieren hinsichtlich der FS-Zusammensetzung ihrer Membranen eng mit der Stoffwechselrate verknüpft ist.

4.3 FS-Bedarfsangaben

Nach wie vor ist es sehr schwierig, in der Literatur genaue Angaben zu Bedarfs-Werten für essentielle FS zu finden. Hier sind einige Angaben zusammengestellt:

Mensch:

n3-FS: 500 – 1000 mg/Tag (DGE, 2004)

α -Linolensäure: 990 mg/Tag oder 0.5 % der Energie (BJERVE et al., 1989)

EPA und DHA: 350 – 400 mg/Tag oder 0.2 % der Energie (BJERVE et al., 1989)

Katze:

Linolsäure: 2.5 % der Energie (in Abwesenheit von AA) (MACDONALDS et al., 1984)

Zur Reproduktion:

LA 4.8 % der Energie und AA 0.04 % der Energie (MACDONALDS et al., 1984a)

Hund:

LA: mind. 1% der Trockensubstanz oder 2 % der Energie (CAMPBELL, 1995)

Verhältnis n6:n3 5:1 (CAMPBELL, 1995)

LA: 20 – 50 mg/kg/Tag EPA: 20 mg/kg/Tag (MÜLLER, 2000)

4.4 Spezielle Themenkomplexe

4.4.1 FS-Zusammensetzung der Nahrung von Mensch und Tier

4.4.1.1 FS in der menschlichen Ernährung : Früher – Heute

Seit Beginn des Ackerbaus vor 10000 Jahren und besonders seit der industriellen Revolution haben sich die Essgewohnheiten der Menschen grundlegend geändert. Dagegen hat die natürliche Selektion in den letzten 10000 Jahren nur minimale Veränderungen am menschlichen Erbgut bewirkt, und wir sind genetisch noch nahezu identisch zu unseren Vorfahren aus dem oberen Paläolithikum (EATON et al., 1997; BROADHURST et al., 1998; SIMOPOULOS, 1998c).

Eine Theorie besagt, dass für das sehr schnelle Wachstum des menschlichen Cerebralkortex während der letzten ein bis zwei Millionen Jahre eine reichliche, in ihren PUFA-Anteilen ausbalancierte Diät, Grundvoraussetzung war. Dieses richtige Verhältnis an langkettigen mehrfach ungesättigten FS, das dem im Gehirn des Menschen sehr nahe kommt, wurde damals, gemäß dieser Theorie, unter anderem durch den Verzehr von tropischen Süßwasserfischen und Krustentieren erreicht (CHAMBERLAIN, 1996; BROADHURST et al., 1998; CRAWFORD et al., 1999).

Unsere heutige Diät ist charakterisiert durch einen Anstieg an Gesamtfett, gesättigten Fetten, essentiellen n6-FS und einem Abfall an essentiellen n3-FS. Das n6/n3 Verhältnis liegt heute bei 10-20/1, wogegen es vor 10000 Jahren ca. 1/1 war (SIMOPOULOS, 1998; EATON et al., 1997, 1998). Und auch die wichtigen Antioxidantien wie Vitamin A, C und E werden heute in wesentlich geringerem Maß mit der Nahrung aufgenommen (SIMOPOULOS, 1998c). In den nachfolgenden Abschnitten wird auf die klinische Relevanz dieser Beobachtung eingegangen.

Nachdem ein n3 Defizit in der menschlichen Nahrung der westlichen Industrienationen und vieler Ackerbau-Kulturen akzeptiert war, haben Forschung und Industrie viele Lösungsvorschläge erarbeitet. Dabei werden z.B. der Verzehr von tropischem Fisch für den Menschen und die Verfütterung von Algen an Tiere als Verbesserungsvorschläge beschrieben (SINCLAIR et al., 1987; SIMOPOULOS, 1997; ABRIL und BARCLAY, 1998; BARCLAY et al., 1998; HOWE, 1998a). Durch die Veränderung des Futters der lebensmittelliefernden Tiere sollen Produkte erzielt werden („funktional food“), die von n3 angereicherten Eiern, über angereicherte Milch bis zu Fleisch, mit höherem n3-Anteil, reichen. Diese Lebensmittel sollen helfen, Ernährungsbedingte Krankheiten, die mit FS-Imbalancen in Verbindung gebracht werden, zu lindern (SINCLAIR et al., 1987; BORN, 1998; HOWE, 1998a; NEWTON,

1998; SIM, 1998; SIMOPOULOS, 1998a; VAN ELSWYK et al., 1998; WRIGHT et al., 1998; LANDS, 2001).

4.4.1.2 FS in der Ernährung von Wildtieren: freie Wildbahn – Zoos

Die Befunde zur Veränderung des FS-Musters in der menschlichen Ernährung im Vergleich zwischen früher und heute decken sich mit denen, die beim Vergleich des FS-Musters verschiedener Wildtiere aus freier Wildbahn mit Artgenossen aus Menschenobhut – in der Regel zoologischen Gärten – erhoben werden. Crawford (1968b) wies als erster darauf hin, dass Giraffen aus freier Wildbahn einen höheren Anteil an n3-PUFA aufwiesen als Giraffen aus dem Londoner Zoo. Dieselbe Arbeitsgruppe demonstrierte diesen Unterschied mehrfach an verschiedenen Tierarten (zusammengefasst in CRAWFORD et al., 1991). CLAUSS und GHEBREMESKEL, (2001) stellten auf einer Konferenz die Vermutung vor, dass dies für die meisten in Zoos gehaltenen Tierarten zutreffen dürfte. Ein entsprechender Überblick existiert jedoch bis dato nicht; eine entsprechende Zusammenstellung der verfügbaren Literatur ist ein wesentliches Ziel der vorliegenden Arbeit.

4.4.2 Physiologische Bedeutung und klinische Relevanz des FS-Musters

4.4.2.1 FS und Fortpflanzung

Besonders im Nutztierbereich, aber auch in Zoos und Wildparks steht der Aspekt der Fortpflanzung oft im Vordergrund. Aus dieser Sicht ist es interessant, festzustellen, ob durch dietätische Maßnahmen eine Änderung im FS-Muster von Hoden, Spermien oder Ovar und damit zusammenhängend eine Änderung der Fortpflanzungsparameter wie Spermienbeweglichkeit, -lebensdauer, Zykluslänge oder Follikelwachstum zu erreichen ist (BIERI et al., 1965; AHLUWALIA et al., 1967; CARNEY und WALKER, 1971; JAIN und ANAND, 1976a,b; PIANKA, 1976; SMITH, 1976; MACDONALD et al., 1984a,b; HOLMAN et al., 1991; FAYARD et al., 1992; NOBLE et al., 1993; OLSEN et al., 1993; ALVAREZ und STOREY, 1995; BLESBOIS et al., 1997; CEROLINI et al., 1997; CONNOR et al., 1997; KELSO et al., 1997a,b,c; SURAI et al., 1997, 1998; WILLIAMS, 1997; HOCHI et al., 1999; MIN et al., 2000; GHEBREMESKEL et al., 2000; DEMMELMAIR et al., 2001).

Reptilien – Weiblich

Studien an frei lebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Alligatoren ergaben, dass die Schlüpftrate bei frei lebenden Tieren bei 94 % liegt, dagegen bei Gefangenen nur bei 50 %. Eine Untersuchung der Lipide im Dotter ergab dabei erhebliche Unterschiede in der FS-Zusammensetzung bei den zwei Gruppen. Bei den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren konnten höhere Anteile an ungesättigten C18 Säuren gemessen werden, die C20 und C22 ungesättigten FS dagegen waren niedriger als in der anderen Gruppe. Dabei waren die n6-PUFA auf Kosten der n3-PUFA in den Eiern erhöht. Hinsichtlich der besonderen Rollen von C20 und C22 ungesättigter FS in der embryonalen Entwicklung ist es sehr wahrscheinlich, dass die Unterschiede in der Dotterzusammensetzung und der Schlüpftrate in Zusammenhang stehen. Da die Unterschiede in der FS-Zusammensetzung des Dotters zum größten Teil durch die unterschiedliche Ernährung der Muttertiere zu erklären war, ergaben sich Fütterungsempfehlungen für in Gefangenschaft gehaltene Alligatoren. Es wurde geraten, kommerzielle Futtermittel mit Fischprodukten oder ähnlich hochwertigen, ungesättigten Ölen zu supplementieren (NOBLE et al. 1993; SPEAKE et al., 1994).

Obwohl in Gefangenschaft gehaltene Griechische Landschildkröten weitgehend mit den für sie natürlichen Futtermitteln ernährt wurden, fanden SPEAKE et al. (2001) in den Eiern dieser Spezies so gut wie keine Gehalte an DHA und Vitamin A, zwei für die embryonale Entwicklung wichtigen Faktoren. Dies ist erstaunlich, zumal die Nahrung reich an deren Vorstufen, wie α -Linolensäure und Betakarotinoiden, war. Die Autoren kommen zu dem Schluss, dass die verminderte Syntheserate von DHA und Vitamin A auf eine verminderte Flexibilität der Muttertiere sich an veränderte Habitate und die Gefangenschaft zu gewöhnen schließen lässt, und ein Grund für die schlechte Reproduktionsrate in Gefangenschaft sein könnte. Allerdings war ein Vergleich mit Eiern frei lebender Tiere in dieser Studie nicht möglich.

Brückenechsen in Gefangenschaft zeigen ebenfalls im Vergleich zu wildlebenden Exemplaren eine geringere Eiproduktion und Schlupfrate, was CARLAND-SHAW et al. (1998) in Bezug zu einem höheren n6/n3- Verhältnis bei Tieren in Gefangenschaft setzen.

Vögel – Weiblich

Prinzipiell ist die FS-Zusammensetzung des Eis bzw. des Dotters abhängig von der Fütterung (CRUIKSHANKS, 1934; CHRISTIE und MOORE, 1972a; NOBLE et al.,

1996; SPEAKE et al., 1996, 1999; HORBANCZUK und SALES, 1998; SURAI et al., 2000). Dabei fällt trotzdem eine relativ einheitliche Struktur der Lipidzusammensetzung innerhalb der Vögel auf, die sich von der der Säugetiere unterscheidet (CHRISTIE und MOORE, 1972b). Beim Vogel dominieren ungesättigte C₂₀₋₂₂ n₆-FS, das „Säugetier-FS-Muster“ ist durch hohe n₃-FS-Werte gekennzeichnet (KELSO et al., 1997b; SURAI et al., 1998).

Studien an Straußen, Pinguinen, Hühnervögeln, Möwen, Gänsen, Fasanen und Turmfalken zeigten, dass in Freiheit lebende Vögel einen höheren Anteil an α -Linolensäure im Dotter haben, als in Gefangenschaft gehaltene Tiere. Bei den Gefangenen war im Gegenzug die Linolsäure erhöht (NOBLE et al., 1996; SPEAKE et al., 1996, 1999; SURAI et al., 2000). Bei den in Gefangenschaft gehaltenen Straußen zeigte sich auch eine verminderte Schlüpftrate (NOBLE et al., 1996). Dies lässt sich wahrscheinlich auf die unterschiedliche Nahrungsgrundlage zurückführen. In Freiheit fressen die Tiere Gras und Sprösslinge, die reich an 18:3n₃ sind, die gefangenen Vögel werden mit 18:2n₆ reichen Mischfuttern auf Körnerbasis gefüttert (SPEAKE et al., 1999). Diese Ergebnisse legen einen Zusammenhang zwischen Reproduktion und den unterschiedlichen Futterzusammensetzungen in Gefangenschaft und Freiheit nahe (NOBLE et al., 1996).

Vögel - Männlich

Verschiedene Autoren haben sich mit dem Einfluss der Fütterung auf die Spermienzusammensetzung beim Vogel beschäftigt (BLESBOIS et al., 1997; CEROLINI et al., 1997; KELSO et al., 1997b,c; SURAI et al., 1997, 1998). Hierbei zeigt sich, dass die Gehalte an Fett und FS wichtige Hinweise auf die Fertilität geben können (CEROLINI et al., 1997). So wurden positive Korrelationen zwischen dem Anteil an 20:4n₆ und 22:4n₆ im Sperma und der Fertilität gefunden; es erhöhte sich die Motilität der Spermien mit ansteigenden Anteilen dieser PUFAs (CEROLINI et al., 1997). Ebenfalls erhöhte sich die Fertilität mit steigenden 22:6n₃ Anteilen im Sperma. Dabei zeigte sich auch, dass eine Fischöldiät zwar den Anteil an 22:6n₃ im Sperma signifikant erhöhen konnte, parallel aber zu einem Abfall von 20:4n₆ und 22:4n₆ führte. Somit scheinen die erniedrigten n₆-Anteile für die Fertilität weniger ausschlaggebend zu sein, als die n₃-Erhöhung (BLESBOIS et al., 1997). Nichts desto trotz konnten aber doch nur Werte unter 10 % für den 22:6n₃ Anteil erreicht werden. Somit lässt dies den Schluss zu, dass trotz intensiver dietätischer n₃-FS-

Supplementierung es nicht möglich ist, das für Vögel typische, von C₂₀₋₂₂ n₆ ungesättigte FS dominierte Muster, in das „Säugetier-FS-Muster“ mit hohen n₃-FS-Werten umzuwandeln (KELSO et al., 1997a,c; SURAI et al., 1998). Allerdings ist bemerkenswert, dass durch die Verfütterung von Fischöl, und die damit einhergehende Erhöhung der n₃-PUFA, die Fertilisationsrate von Hühner- und Truthahnsperma signifikant erhöht werden konnte (BLESBOIS et al., 1997, 2004).

Säugetiere - Weiblich

WILLIAMS, (1997) beschäftigte sich mit dem Thema der Ernährung im Zusammenhang mit der Fortpflanzung bei Kühen. Er stellte unter anderem fest, dass der Ernährungsstatus direkten Einfluss auf die Fortpflanzungsorgane hat. Dabei ist insbesondere die Fettaufnahme, und im speziellen das FS-Muster des Futters, hinsichtlich seines Einflusses auf die Modulation der Ovarial- und Follikeldynamik, und dem sich daraus ergebenden Potential zur Verbesserung der Reproduktionsparameter, untersucht worden. Es zeigte sich dabei, dass die Aufnahme von Pflanzenölen (reich an Linolsäure) das Follikelwachstum verbessern kann, wobei sich die Anzahl der mittelgroßen Follikel um das 1.5 bis zu 5-fache innerhalb von 3 bis 7 Wochen erhöhte. Die größte Verbesserung ergab sich im Bereich einer Zufütterung von 4 bis 6 % Pflanzenöl in der Trockenmasse. Talg, Kalziumsalze gesättigter FS oder Fischöl ergaben wesentlich schlechtere Effekte auf das Follikelwachstum (WILLIAMS, 1997).

Die Supplementierung postpartaler, laktierender Kühe mit ganzen Baumwollsaamen (18:2n₆) 30 Tage vor Beginn der Zuchtsaison ergab eine Verbesserung der Anzahl brünstiger Kühe um 18 % zu Beginn der Deckperiode. Auch andere Arbeiten zeigten, dass Fettzufütterung das postpartale, anovulatorische Intervall verkürzen und damit die Reproduktivität steigern kann (HIGHTSHOE et al., 1991, ESPINOZA et al., 1995). Eine gezielte Supplementierung mit n₃-PUFA führte bei Ratten zu einer erhöhten Ovulationsrate, während eine n₆-Supplementierung diese erniedrigte (TRUJILLO und BROUGHTON, 1995).

Beispielhaft für Fleischfresser stellten MACDONALD et al. (1984b) Untersuchungen an Katzen an. Arachidonsäuredefiziente Kätzinnen waren nicht fähig, lebende Junge zur Welt zu bringen, unabhängig davon, ob Linolsäure substituiert wurde oder nicht. Daraus ergab sich der Schluss, dass, bei Kätzinnen eine Arachidonsäurediät essentiell ist, um eine adäquate Reproduktion zu gewährleisten.

Eine andere Untersuchung stellte auch fest, dass die Versorgung von Ratten mit α -Linolensäure während der Trächtigkeit dazu führte, dass in der nächsten Generation weiblicher Ratten, das Uteruswachstum (gemessen als Uterusgewicht) schneller von statten ging (FAYARD et al., 1992).

Abschliessend sei noch auf die FS-Versorgung des Fetus während der Schwangerschaft eingegangen, da an schwangeren Frauen viele Studien durchgeführt wurden (HOLMAN et al., 1991; OLSEN et al., 1993; MIN et al., 2000; GHEBREMESKEL et al., 2000; DEMMELMAIR et al., 2001). Immer wieder wurde festgestellt, dass während der Schwangerschaft, und auch kurz danach noch, das FS-Muster der Frauen sich von dem nicht Schwangerer unterschied. Es zeigte sich ein Defizit an $n6$ und $n3$ -FS, im Besonderen bei Arachidon- und Docosahexaensäure, im Plasma der Mütter. Im Vergleich dazu nahmen diese FS im Plasma der Feten zu. Daraus liess sich auf einen Transfer dieser, für die Entwicklung und das Wachstum des Fetus wichtigen FS, von Mutter zu Kind schließen. Eine entsprechende Supplementierung der Frauen durch die Nahrung wurde empfohlen (HOLMAN et al., 1991; MIN et al., 2000). So zeigte sich, dass bereits drei Fischmahlzeiten pro Woche während der Schwangerschaft dazu führten, dass Gewicht und Körperlänge von Neugeborenen zunahmen (OLSEN et al., 1993).

Säugetiere – Männlich

Wie auch beim Vogel finden beim Säugetier mit dem Alterungsprozess Veränderungen in den Lipidanteilen und in der FS-Zusammensetzung des Spermas statt. Die Abnahme von Motilität und Konzentration der Spermien ist begleitet von einer starken Abnahme der Lipidkonzentration (KELSO et al., 1997a). Bezüglich des Alterungsprozesses sind diese Veränderungen in der Lipidzusammensetzung auch von einer auffälligen Reduzierung der wichtigsten antioxidativen Enzymsysteme, Glutathionperoxidase und Superoxiddismutase, im Seminalplasma begleitet (CARNEY und WALKER, 1971; KELSO et al. 1997a; ALVAREZ und STOREY, 1995).

Grundsätzlich liess sich feststellen, dass die FS-Muster im Hoden verschiedener Säugetierspezies, besonders im Hinblick auf ungesättigte C_{22} Säuren, charakteristisch waren (BIERI und PRIVAL, 1965; JAIN und ANAND, 1976a,b). So hatten Ratte, Hamster, Hund und Kaninchen im Hoden einen hohen Anteil an 22:5 $n3$ und einen niedrigen Anteil an 22:6 $n3$. Maus und Meerschwein dagegen hatten

niedrigere, aber gleiche Anteile an diesen Säuren (BIERI und PRIVAL, 1965). Beim Büffel war die wichtigste ungesättigte FS im Samen DHA (22:6n3) (JAIN und ANAND, 1976a).

Auch bei der Katze, als Vertreter der Fleischfresser, wurden Studien hinsichtlich der Ernährung mit essentiellen FS angestellt. Dabei zeigte sich, dass männliche Katzen, die über einen Zeitraum von ungefähr 2 Jahren mit einer Diät gefüttert wurden, die arm an essentiellen FS (18:2n6 und 20:4n6) war, eine ausgedehnte Degeneration der Hoden entwickelten. Linolsäurezufütterung konnte dies verhindern. Dies zeigte, dass der Hoden des Katers die Kapazität hat, Linolsäure zu desaturieren und zu verlängern (MACDONALD et al., 1984a,b).

Untersuchungen an männlichen Kaninchen, denen bereits vor der sexuellen Reife, für 14 Wochen lang fettfreie Diät gefüttert wurde, zeigten sogar, dass die Degeneration der Hoden sich wahrscheinlich auf eine verminderte Funktion des Hypophysenvorderlappens zurückführen lässt, der aufgrund des Mangels an essentiellen FS weniger Hormone ausschüttet (AHLUWALIA et al., 1967).

Bei Mensch und Schwein ist der Anteil an DHA im Sperma positiv mit der Spermiendichte im Sperma, der Spermienmotilität sowie negativ mit dem Anteil der missgebildeten Spermien korreliert (CONNOR et al., 1997; GULAYA et al., 2001; MITRE et al., 2004). Eine Supplementierung der Nahrung mit n3-PUFA erhöht KIRIAKOVA et al. (1998) zufolge Spermienmotilität und Fruchtbarkeit.

4.4.2.2 FS bei Herz- und Gefäßerkrankungen

Koronare Herzerkrankungen sind die Haupttodesursache in den USA und den westlichen Industrienationen (CROZIER und TURINI, 1997, STÄHELIN, 1997). Auch im Zusammenhang mit den Nahrungsfetten und besonders den FS wurde auf diesem Gebiet viel Forschung betrieben. Dabei besteht inzwischen kein Zweifel mehr dran, dass eine verringerte Aufnahme an n3-PUFAs mit einem erhöhten Risiko für Artherosklerose und Herzinfarkt einhergeht (CRAWFORD, 1968a; BLATON et al., 1970; DILLMAN und CARR, 1970; PEETERS et al., 1970; DYERBERG et al., 1978; CRAWFORD und STEVENS, 1981; YAMORI et al., 1985; HAMAZAKI et al., 1988; OH et al., 1991; ERITSLAND et al., 1994; KANG und LEAF, 1996; PAULETTO et al., 1996a,b; YAM et al., 1996; CROZIER und TURINI, 1997; KORNHUBER, 1997; STÄHELIN, 1997; LEAF et al., 1998; GISSI, 1999; RISSANEN et al., 2000; NESTEL, 2001; RENAUD und LANZMANN-PETITHORY, 2001).

Einhellig kommen die Autoren zu dem Schluss, dass durch eine Supplementierung der Nahrung mit n3-FS, z. B. mit Meeresfischen oder Fischölkapseln, eine Verbesserung vieler Faktoren, die in das Krankheitsbild hinein spielen, erreicht werden kann. So sollen die sklerotischen Veränderungen in den Blutgefäßen deutlich verringert sein. Dies zeigte sich bei experimentellen Arbeiten mit Ratten, Hunden und Kaninchen ebenso, wie auch bei epidemiologischen Studien. In Japan und Tansania verglich man die Pulswellengeschwindigkeit in der Aorta (als Indikator für sklerotische Veränderungen) bzw. den Blutdruck zwischen Fischern und Farmern. Dabei zeigte sich eine deutlich niedrigere Geschwindigkeit (als Anzeichen für weniger Sklerosierung) bzw. ein niedrigerer Blutdruck bei den Bewohnern der Fischerdörfer, einhergehend mit einer niedrigeren Inzidenz für ischämische Herzerkrankungen. Ein Grund für diese Unterschiede könnte die fischreichere Ernährung der Küstenbewohner sein (CRAWFORD und STEVENS, 1981; HAMAZAKI et al., 1988; KANG und LEAF, 1996; PAULETTO et al., 1996a,b; KORNHUBER, 1997; YAMADA et al., 2000; RENAUD und LANZMANN-PETITHORY, 2001).

Ebenso wird die Mikrozirkulation durch Verminderung der Blutgerinnung positiv beeinflusst. Dies ist ein Effekt, der durch einen erhöhten Spiegel an EPA und einen erniedrigten Spiegel an AA entstehen kann. Aus EPA entstehen, anders als bei AA, Thromboxan A_3 und Prostaglandin I_3 , beides Substanzen, die der Plättchenaggregation entgegenwirken. So konnten bei epidemiologischen Studien an Eskimos, im Vergleich mit anderen Bevölkerungsgruppen, hohe EPA- und niedrige AA-Anteile im Plasma gemessen werden. Dazu zeigte sich eine niedrige Inzidenz an Myokardinfarkten und eine höhere Blutungsneigung (DYERBERG et al., 1978; CRAWFORD und STEVENS, 1981; GISSI, 1999; NESTEL, 2001).

Die Gefahr von Schlaganfällen kann somit durch diätetische Interventionen deutlich verringert werden (YAMORI et al., 1985; CROZIER und TURINI, 1997; STÄHELIN, 1997).

Auch der Blutdruck ist beeinflussbar durch PUFAs. So wurde bei Personen mit höheren n3-FS-Anteilen (vor allem EPA und DHA) im Serum, ein signifikant niedrigerer Blutdruck gemessen (OH et al., 1991; PAULETTO et al., 1996a,b; NESTEL, 2001).

Eine Bestätigung all dieser Ergebnisse bilden auch drei Erscheinungen, die als Israeli Paradox, die Kreta-Diät und das Alpen-Paradox bezeichnet werden. Beim

Israeli Paradox handelt es darum, dass es trotz eines sehr hohen PUFA/SFA-Verhältnisses in der Nahrung der israelischen Bevölkerung eine sehr hohe Rate an Herz- und Gefäßerkrankungen gibt. Dies lässt sich dadurch erklären, dass die PUFAs in der israelischen Diät zum größten Teil aus n6-FS bestehen, die eher negative Langzeiteffekte auf Arteriosklerose und koronare Herzerkrankungen zeigen (BLONDHEIM et al., 1976; PALGI et al., 1981; YAM et al., 1996).

Bei der Sieben-Länder Studie (KEYS, 1970), wurde festgestellt, dass aus den sieben untersuchten Populationen die Bewohner der griechischen Insel Kreta die niedrigste Rate an kardiovaskulären Erkrankungen hatte. Die Ernährung auf Kreta, bezeichnet als Kreta-Diät, ist eine traditionelle griechische Küche, bei der besonders viel Fisch und Wildpflanzen konsumiert werden. Diese beiden Nahrungsmittelarten sind sehr reich an n3 ungesättigten FS und Antioxidantien (SIMOPOULOS, 1998a; RENAUD und LANZMANN-PETITHORY, 2001).

Die Gruppe um HAUSWIRTH et al. (2004) beschäftigte sich mit den n3-Anteilen verschiedener Käsesorten im Bezug zur Herkunft der Milch bzw. zur Ernährung der sie liefernden Kühe. Dabei konnte festgestellt werden, dass Bergkäse aus abgegrenzten Schweizer Regionen besonders viel ALA enthielten, und auch ein signifikant erniedrigtes n6/n3 Verhältnis aufwiesen. Dies erklären die Autoren durch den hohen ALA-Anteil des Grases im Schweizer Berggebiet, das das alleinige Futtermittel für die dort gehaltenen Kühe darstellt. Das Alpine Paradox besagt, dass Alpenkäse eine wichtige Quelle für ALA und andere kardioprotektive FS darstellen kann.

Wie bei den meisten Krankheitsgeschehen ist es auch bei den Herz- und Gefäßerkrankungen so, dass prophylaktische Maßnahmen (also eine entsprechende Ernährung) umso wirkungsvoller sind, je früher sie vor Erreichen des für die Erkrankung kritischen Alters implementiert werden (RENAUD und LANZMANN-PETITHORY, 2001).

4.4.2.3 FS und Krebserkrankungen

Zahlreiche Studien im Tiermodell haben belegt, dass eine Supplementierung mit n3-PUFAs einen hemmenden Einfluss auf die Bildung und Ausbreitung von Tumoren in verschiedenen Geweben hat, während n6-PUFA das Wachstum von Tumoren begünstigen (ROSE, 1997; HARDMAN, 2004). Auch in einer Studie mit Menschen war der Anteil an DHA in Brustgewebe positiv mit einer günstigen Reaktion auf eine

Chemotherapie korreliert (BOUGNOUX et al., 1999). n3-PUFAs verlangsamten die Kachexie bei Patienten mit Bauchspeicheldrüsenkrebs (WIGMORE et al., 1996; BARBER et al., 1999) und verlängerten die Überlebenszeit bei Patienten mit generalisierter Malignität (GOGOS et al., 1998).

Eine Vielzahl von epidemiologische Studien zur Korrelation von Hormon assoziierten Krebsformen (Brust-, Prostata-, Ovarial-, Endometrialkrebs) und dem Verzehr von Fisch, n3-PUFAs oder EPA und DHA führten zu widersprüchlichen Ergebnissen (TERRY et al., 2003). Eine epidemiologische Studie zum Verzehr von Fisch und Krebsformen des Magen-Darm-Traktes fand einen protektiven Effekt von Fischkonsum (FERNANDEZ et al., 1999).

4.4.2.4 FS in der Immunologie

POND und MATTACKS, (1996, 1998, 2000) beschäftigten sich insbesondere mit der Zusammensetzung verschiedener Fettdepots im Körper. Sie konnten herausfinden, dass die Depots um Lymphknoten herum zwar klein sind, aber wichtig für eine schnelle Immunantwort. Die Zusammensetzung der Triglyzeride der nahe gelegenen Adipozyten unterschied sich von weiter entfernt lokalisierten. Sie enthielten wesentlich weniger gesättigte FS und dafür wesentlich mehr 18:2n6 und 18:3n3-FS, die zur Produktion der immunogenen Botenstoffe nötig sind.

Auch zeigten Ratten, die mit Sonnenblumenöl angereicherter Diät gefüttert wurden, andere Ergebnisse hinsichtlich des Erscheinens der Rezeptoren für Tumor-Nekrose-Faktor α auf Lymphknoten-Assoziierten Adipozyten, als Ratten, die Talg als Futterzusatz hatten. Erstere zeigten eine deutlich schneller Reaktion der Rezeptoren von Adipozyten auf ein inflammatorisches Stimulans (MACQUEEN et al., 2000).

Diese Ergebnisse unterstützen die Hypothese, dass Fettgewebe in der Nähe von Lymphknoten spezialisiert ist auf lokale Interaktionen mit den Lymphozyten darin, und dass bereits geringe Änderungen in der FS-Zusammensetzung einer Diät die Interaktionen zwischen Fettgewebe und Lymphknoten, und damit auch den zeitlichen Ablauf der frühen entzündlichen Immunantwort, wesentlich beeinflussen können (POND und MATTACKS, 1996, 1998, 2000; MACQUEEN et al., 2000)

Auch andere Studien besagen, dass n3 ungesättigte FS antiinflammatorisch und immunsuppressiv wirken; wogegen n6-PUFAs proinflammatorische Wirkung haben (BJERVE et al., 1988; HENRY et al., 1991; WHELAN et al., 1993; MOORE et al., 1994; VAUGHN, 1995; CALDER, 1996b, 2001; POND, 1996; JEFFERY et al., 1997;

HALL et al., 1999; MACQUEEN et al., 2000). So können n3-FS also z.B. als Therapie bei akuten und chronischen Entzündungen oder bei Erkrankungen, bei denen ein nicht genügend funktionierendes Immunsystem zugrunde liegt, eingesetzt werden (CALDER, 1996a). Andere Autoren stellten fest, dass entzündliche Reaktionen bei Hunden, Pferden und verschiedenen Nagern durch den partiellen Ersatz von n6 durch n3-FS geändert werden können; und dass dies bedingt ist durch die veränderte Synthese bestimmter antiinflammatorischer Botenstoffe, wie z. B. Leukotriene (siehe Tab. 3) (HENRY et al., 1991; WHELAN et al., 1993; MOORE et al., 1995; VAUGHN, 1995; JEFFERY et al., 1997; HALL et al., 1999; DAVENPORT und REINHART, 2000; MACQUEEN et al., 2000).

Tabelle 3: Metabolismus von Arachidon- und Eicosapentaensäure (DAVENPORT und REINHART, 2000)

Arachidonsäure (20:4 ω6)	Eicosapentaensäure (20:5 ω3)
⇓	⇓
2er Serie Prostaglandine	3er Serie Prostaglandine
2er Serie Thromboxane	3er Serie Thromboxane
4er Serie Leukotriene	5er Serie Leukotriene
Proinflammatorisch Proaggregatorisch Thrombotisch	Antiinflammatorisch Antiaggregatorisch Vasodilatativ

Bei Studien zur postoperativen Ernährung von Humanpatienten zeigte sich, dass eine n3-reiche Diät zu signifikant höheren Werten an Lymphozyten sowie T-Lymphozyten und T-Helferzellen führte. Ebenfalls traten bei diesen Patienten bedeutend weniger intraabdominale Abszesse und multiples Organversagen auf (MOORE et al., 1994). Ein ähnliches Ergebnis erreichten auch HALL et al. (1999) bei Beaglen. Die Tiere, die zuvor über mehrere Wochen mit einem höheren n3-FSanteil in ihrer Diät ernährt wurden, zeigten gegenüber der Kontrollgruppe einen höheren T-Helferzellwert.

Unter den n3 ungesättigten FS haben jene aus Fischöl, 20:5n3 (EPA) und 22:6n3 (DHA), im Vergleich mit der α-Linolensäure das größere immunomodulierende Potential (CALDER, 2001).

4.4.2.5 FS in der Dermatologie

Durch Desaturierung und Verlängerung entsteht aus der essentiellen Linolsäure (18:2n6) unter anderem die Arachidonsäure (20:4n6). Diese wiederum kann durch verschiedene Prozesse zu Eicosanoiden umgebaut werden. Aus dieser Gruppe sind im Besonderen die proinflammatorischen Leukotriene und Prostaglandine Mittelpunkt vieler klinischer Studien in der Dermatologie (BITTNER et al., 1988; ROUVINEN et al., 1989; BLACKFORD et al., 1991; GEHEBREMESKEL et al., 1991; SCOTT et al., 1992; CAMPBELL, 1995; ZIBOH, 1996; DAVENPORT und REINHART, 2000).

Ein häufiges Studienobjekt hierbei ist der Hund mit allergiebedingten Hautproblemen (SCOTT et al., 1992; CAMPBELL, 1995; DAVENPORT und REINHART, 2000; ABBA et al., 2005). So stellte zum Beispiel CAMPBELL, (1995) fest, dass in klinischen Fällen, bei denen ein FSmangelverdacht vorlag, bereits ein Teelöffel Leinsamen- oder Maisöl mit dem Futter verabreicht klinischen Symptome wie Seborrhöe oder Pruritus innerhalb von 3 Wochen wesentlich verbesserte. Diese Ergebnisse fanden sich auch bei topischer Behandlung. ABBA et al. (2005) fanden ebenfalls klinische Verbesserungen von Pruritus bei Hunden nach Fischölgabe.

In vergleichbaren Studien oder Fallberichten an anderen Spezies, wie z. B. Menschen, Ratten, Giraffen, Kapuziner- und Weißbüschelaffen, wurden ähnlich positive Ergebnisse erzielt (FIENNES et al., 1973; BITTNER et al., 1988; BLACKFORD et al., 1991; GEHEBREMESKEL et al., 1991; ZIBOH, 1996; CLAUSS et al., 2000). So konnten FIENNES et al. (1973) einen Zusammenhang zwischen Linolensäuremangel in Erythrozyten und Haut und auftretenden Hautläsionen bei Kapuzineräffchen aufzeigen. Innerhalb 20 Monaten nach Fütterung der linolensäurearmen Diät zeigten alle Affen unterschiedlich stark ausgeprägte, charakteristische Hautläsionen. Das Fell wurde dünn und farblos, es zeigten sich trockene Schuppenbildung und stellenweise Alopezie, besonders am Schwanz. Eine komplette Remission der Läsionen stellte sich ein, als die Diät mit Leinsamenöl, reich an ALA, substituiert wurde.

Da der Linolensäurespiegel bei in Gefangenschaft gehaltenen Giraffen niedriger ist als bei frei lebenden Tieren dieser Art, wurden in einem Zoo gehaltenen Giraffen mit Leinsamenextraktionschips, reich an ALA, substituiert. Dabei zeigte sich bei einer Giraffe mit chronischen, therapieresistenten Hautläsionen eine deutliche Verbesserung der Symptome im Zuge der diätetischen Maßnahmen (CLAUSS et al., 2000).

Es hat sich auch herausgestellt, dass bei einer Behandlung von Pruritus und Entzündung durch Antihistaminika und Kortikosteroide, zugefütterte essentielle FS einen synergistischen Effekt auf diese ausüben. Somit kann angenommen werden, dass dietätische Manipulation die Art der produzierten Eicosanoide ändern, und dadurch die zellulären Funktionen und damit verbundene Entzündungsreaktionen, verändern kann (CAMPBELL, 1995).

Im Gegensatz zu diesen Untersuchungen steht eine Studie von ROUVINEN et al. (1989). Dort wurde beobachtet, dass der Einsatz verschiedener Fettquellen wie Rindertalg, Nerzöl, Fischöl, Sojaöl, Rapsöl und Gemische daraus, in der Nerz- und Blaufuchszucht keine Unterschiede im Wachstum und in der Fellqualität bedingten. Allerdings wurde in dieser Studie schon in der Kontrollgruppe kein FSmangel demonstriert.

4.4.2.6 FS bei Gehirnentwicklung und –Funktion

Das Gehirn als zentrale Schaltstelle ist auch im Hinblick auf seine FS-Zusammensetzung und den Bedarf an PUFAs von vielen Wissenschaftlern bereits seit den sechziger Jahren untersucht worden (LESCH, 1969; SINCLAIR, 1975; BUDOWSKI und CRAWFORD, 1986; BUDOWSKI et al., 1987; ARBUCKLE et al., 1991; CRAWFORD et al., 1991, 2001; HRBOTICKY et al., 1991; FARQUHARSON et al., 1992; CARLSON et al., 1993; CRAWFORD, 1993, 2000; DELION et al., 1994; AGOSTONI et al., 1995; MAKRIDES et al., 1995; GIBSON et al., 1996a,b; PAWLOSKY et al., 1996; UAUY et al., 1996; HOFFMAN und BIRCH, 1998; SU et al., 1999; ANDO et al., 2001; OKUYAMA et al., 2001; SUZUKI et al., 2001).

Besonders im Hinblick auf die peri- und postnatale Entwicklung wurde im Zusammenhang mit der Zusammensetzung des Futters viel geforscht. Speziell wurde dabei auf die Zusammensetzung von Babynahrung im Gegensatz zu Muttermilch und die Folgen auf die Gehirn- und Augenentwicklung eingegangen (ARBUCKLE et al., 1991; HRBOTICKY et al., 1991; CARLSON et al., 1993; et al., 1991, 2001; DELION et al., 1994; AGOSTONI et al., 1995; MAKRIDES et al., 1995; ; GIBSON et al., 1996a,b; PAWLOSKY et al., 1996; SU et al., 1999; OKUYAMA et al., 2001).

Brustgefütterte Babies, und auch solche, deren kommerzielle Babynahrung mit langkettigen mehrfach ungesättigten FS angereichert wurde, zeigen eine deutlich bessere neuronale Entwicklung als Säuglinge mit unveränderter kommerzieller

Ernährung. Auch auf den Schlaf-Wach-Rhythmus und den Herzschlagrhythmus hatte die FSversorgung einen Einfluss. Als wichtigste FS in diesem Zusammenhang wurde besonders die DHA untersucht. Dabei hatten gestillte Babies höhere Anteile an DHA im zerebralen Kortex als solche, die mit Babynahrung gefüttert wurden. Dies lässt darauf schließen, dass der DHA-Spiegel im Cerebrum nahrungsabhängig ist. Untersuchungen von UAUY et al. (1996) zeigten z. B., dass die funktionale Entwicklung von okzipitalem Kortex und Retina von α -Linolensäuremangel und zu niedrigen Docosahexaensäurespiegeln in kommerzieller Säuglingsnahrung beeinträchtigt werden. Diese Ergebnisse legen es nahe, langkettige n3 PUFAs als essentielle Anreicherung zu Säuglingsnahrung hinzuzufügen. (SINCLAIR, 1975; ARBUCKLE et al., 1991; HRBOTICKY et al., 1991; CARLSON et al., 1993; CRAWFORD, 1993, 2000; DELION et al., 1994; AGOSTONI et al., 1995; MAKRIDES et al., 1995; GIBSON et al., 1996a; PAWLOSKY et al., 1996; WILLATS et al., 1998, ANDERSON et al., 1999; SU et al., 1999; OKUYAMA et al., 2001; MORIGUCHI und SALEM, 2003).

Da die Entwicklung von Gehirn und Auge eng zusammenhängen, ist es nicht verwunderlich, dass auch die Sehkraftentwicklung bei Säuglingen und Frühgeborenen bis zum 4. Lebensmonat durch Brustfütterung oder die Anreicherung der Nahrung mit marinen Ölen verbessert und beschleunigt werden kann (CARLSON et al., 1993; GIBSON et al., 1996a).

Da die Menschen in entwickelten, westlichen Ländern immer älter werden, hat sich das Augenmerk auch auf die Behandlung von mentalen Erkrankungen und Demenserscheinungen gerichtet. Eine Untersuchung in diesem Rahmen zeigt, dass die Supplementierung der Nahrung mit DHA-Öl sich positiv auf die Verbesserung von Intelligenz und Sehkraft auswirken. So zeigten 60 % der Patienten verbesserte intellektuelle Leistungen und bei 67 % der Patienten erhöhte sich die Sehkraft (SUZUKI et al., 2001).

Solche allgemeinen Untersuchungen wurden von Wissenschaftlern auch an Ratten, Ferkeln und Pavianen durchgeführt, und die Ergebnisse sind den humanen sehr ähnlich. Auch hier zeigte sich, dass Gehirnentwicklung, Retinafunktion, Lernverhalten sowie die Entwicklung von Verhaltensstörungen, bei jungen und älteren Tieren, abhängig sind von der genügenden Aufnahme von Linolsäure und α -Linolensäure und ihrer Umwandlung in länger kettigen Derivate. Dabei können die Umwandlungsschritte ebenso wie die Aufnahme einen limitierenden Faktor darstellen

(HRBOTICKY et al., 1991; DELION et al., 1994, PAWLOSKY et al., 1996; SU et al., 1999; HIBBELN, 2001; OKUYAMA et al., 2001). So müssen Pavianfeten, bei genügender mütterlicher Zufuhr von Linolsäuren, nur ca. 50 % ihres Bedarfs an Arachidonsäure aus den maternalen Reserven entnehmen. Der Rest kann selbst aus Linolsäure gebildet werden. Die Linolsäure aus dem mütterlichen Blut wird innerhalb kurzer Zeit in die Organe aufgenommen und innerhalb von Wochen zu Arachidonsäure umgewandelt (SU et al., 1999).

Ratten, die über längere Zeit, α -Linolensäure defizient versorgt wurden, zeigten Modifikationen in ihren Neurotransmittern. Dies könnte eine Erklärung für die ebenfalls beobachteten Änderungen in ihrem Verhalten sein (DELION et al., 1994). Andere, ALA unterversorgte Ratten zeigten deutlich schlechteres Lernverhalten als die ebenfalls getesteten Ratten mit Fisch- oder Perillaöl (n3 reich) angereichertem Futter (OKUYAMA et al., 2001). Eine Supplementierung mit DHA führt bei Ratten zu einer Verbesserung des Lernvermögens (GAMOH et al., 1999; LIM und SUZUKI, 2000b, 2001).

Bei Tieren sind unter anderem auch die Erkrankungen des Gehirns untersucht worden, die hohe finanzielle Verluste verursachen, wie z.B. die Nahrungsbedingte Enzephalomalazie (NE) des Huhns (BUDOWSKI und CRAWFORD, 1986; BUDOWSKI et al., 1987; CRAWFORD et al., 1991). Man konnte hier einen Zusammenhang zwischen FSfütterung, Vitamin E-Defiziten und Erkrankungen des Gehirns nachweisen. Dabei stellte sich heraus, dass im Falle eines Vitamin E-Mangels und einer Fütterung von n6-FS es zur NE Erkrankung kommen kann, und dass Gaben von α -Linolensäure gegen die Hirnläsionen schützen konnten. Ähnliche Zusammenhänge fanden sich auch bei der experimentellen Enzephalomyelitis der Ratten (BUDOWSKI und CRAWFORD, 1986; BUDOWSKI et al., 1987; CRAWFORD et al., 1991). Somit drängt sich die Vermutung auf, dass zur Aufrechterhaltung der neuralen Integrität und der Funktion des Immunsystems ein bestimmter Bedarf an essentiellen FS bei den verschiedenen Tierarten gegeben ist (CRAWFORD et al., 1991).

4.4.2.7 FS und ihr Einfluss auf das Verhalten

Diesem Zusammenhang haben sich Wissenschaftler in mehreren Studien gewidmet, und dabei sehr interessante Ergebnisse erhalten (CHRISTENSEN und CHRISTENSEN, 1988; KAPLAN et al., 1991, 1994, 1996; HIBBELN und HIBBELN, 1995; STEVENS et al., 1995; ADAMS et al., 1996; WELLS et al., 1998; HAMAZAKI

et al., 2001; HIBBELN, 2001; STOLL et al., 2001). Epidemiologische Studien in verschiedenen Ländern und den USA stellen einen Zusammenhang her zwischen verminderter Aufnahme von n3-FS und einer erhöhten Rate an Depressionen (incl. der Wochenbettdepression) und Alkoholismus (HIBBELN und HIBBELN, 1995; ADAMS et al., 1996; HIBBELN, 2001; TANSKANEN et al., 2001). Diese Aussage stimmt auch überein mit der weithin akzeptierten Korrelation zwischen Depressionen und Koronararterienerkrankungen (MULDOON et al., 1990; ENDELBERG, 1992; FOWKES et al., 1992; MORGAN et al., 1993; HIBBELN und HIBBELN, 1995). Auch konnte bei depressiven Menschen z.B. ein Zusammenhang zwischen der Schwere der Symptome und dem Arachidon-/Eicosapentaensäureverhältnis in den Phospholipiden der Erythrozyten festgestellt werden; ebenso wie eine negative Korrelation zwischen Erythrozyten EPA-Spiegel und Erkrankungssymptomen. Diese Ergebnisse konnten allerdings nicht nur auf orale Aufnahme von EPA zurückgeführt werden, und es stellte sich somit die Frage, ob die hohen AA/EPA-Verhältnisse in Plasma und Erythrozyten die Resultate der Depressionen waren, oder diese hervorriefen (ADAMS et al., 1996).

Im Zusammenhang mit dem Krankheitsbild der Schizophrenie konnten Wissenschaftler ähnliche Ergebnisse finden wie bei depressiven Menschen (CHRISTENSEN und CHRISTENSEN, 1988; LAUGHARNE et al., 1996; STOLL et al., 2001). Auch hier zeigten verschiedene Studien, dass Ausbruch und Verlauf der Erkrankung durch diätetische Maßnahmen beeinflusst werden konnte (CHRISTENSEN und CHRISTENSEN, 1988; NAISBERG und WEIZMAN, 1999; PEET, 2004a,b,c; STOKES und PEET, 2004). In einer kontrollierten Studie über die FS-Zusammensetzung der Erythrozytenmembran bei Schizophreniepatienten ergaben sich stark verminderte n3- und n6-FS-Werte. Besonders niedrig waren dabei die Arachidonsäure- und Docosahexaensäurewerte. Durch erhöhte Aufnahme von n3-FS lies sich eine weniger schwere Symptomatik erreichen (LAUGHARNE et al., 1996).

Andere Autoren beschreiben, dass die Aufnahme von 1.5–1.8 g Docosahexaensäure pro Tag Feindseligkeiten, in Zeiten erhöhten psychischen Stresses bei Angestellten, unter Kontrolle halten kann (HAMAZAKI et al., 1996, 2001), und auch, dass verminderte Aufnahme von Fischen und Meeresfrüchten, und damit auch weniger EPA und DHA, höhere Mordraten verursachen. Hier zeigten sich Unterschiede bis zur zehnfachen Rate zwischen Ländern mit hohem Fischkonsum (Japan) und

Ländern mit niedrigerem (Bulgarien) (HIBBELN, 2001; HIBBELN et al., 2004). Diese Studien bemerken allerdings auch, dass Mengenangaben und dosisabhängige Symptomkurven schwer zu erstellen sind, da sie wahrscheinlich stark von der Basisernährung des Individuums abhängen (HAMAZAKI et al., 2001).

Gerade in den letzten Jahren ist in der Kinderpsychiatrie das Hyperaktivitätssyndrom vermehrt diskutiert worden. Eine Untersuchung hierzu zeigte ebenfalls, dass bei den betroffenen Kindern signifikant niedrigere Werte an AA, EPA und DHA im Plasma und in den roten Blutkörperchen vorlagen als in der gesunden Kontrollgruppe (STEVENS et al. 1995; BURGESS et al., 2000). Supplementierungsversuche zeigten allerdings bei diesem Krankheitsbild keine Wirkung (VOIGT et al., 2001).

4.4.2.8 FS und Hibernation

Winterschlaf, bei Säugetieren unter 10 kg, ist eine Form der Ruhe, bei der die Tiere eine erhebliche Reduktion der Körpertemperatur, Metabolisierungsrate, Atem- sowie Herzfrequenz zeigen (FOLK, 1980). Die Tiere nehmen während dieser Zeit so gut wie keine Nahrung zu sich, und verlieren signifikant an Körpergewicht. Dabei ist der Verlust an Körperfett am größten. Es ist allgemein anerkannt, dass Fett die Hauptenergiequelle während des Winterschlafs ist (WELLS et al., 1965; KODAMA und PACE, 1964; ALOIA, 1980; FOLK, 1980; GEISER und KENAGY, 1987, 1993; BARTNESS et al., 1991; FRANK, 1991, 1992; GEISER und LEARMONTH, 1994; FRANK und STOREY, 1995; FRANK et al., 1998; FALKENSTEIN et al., 2001; FIETZ et al., 2003). Um Fett metabolisieren zu können, muss es allerdings in flüssiger Form vorliegen. Da bei der Hibernation jedoch oft Körpertemperaturen erreicht werden, die bis zu 25°C unter dem Schmelzpunkt der Körperfette liegen, ergibt sich somit eine physiologische Limitation des Winterschlafs. Ein Mechanismus, mit dem die Tiere versuchen, den Schmelzpunkt des Fettes zu erniedrigen, liegt darin, viele ungesättigte FS in das Körperfett aufzunehmen (GEISER und KENAGY, 1987, 1993; FRANK et al., 1991, 1992; GEISER und LEARMONTH, 1994; THORP et al., 1994; FRANK und STOREY, 1995; BOZINOVIC und MENDEZ, 1997; FLORANT et al., 1998; FRANK et al., 1998; HILL und HILL, 2000). PUFAs können die Fluidität von Zellmembranen erhöhen (ALOIA, 1980). Da EFAs nicht selbst produziert werden können, wird die Nahrung speziell auf diese FS hin selektiert (FRANK et al., 1991; 1992; FRANK und STOREY, 1995; BOZINOVIC und MENDEZ, 1997; FRANK et al., 1998). Viele Untersuchungen, vor allem an Herbivoren (Nagetieren), zeigten, dass

eine Diät mit hohen Anteilen an ungesättigten FS Voraussetzung für die Hibernation ist. Tiere, die mit PUFA reichen Futtermitteln gefüttert wurden, erreichten längere Winterschlafzeiten, tiefere Körpertemperaturen und niedrigere Energieumsatzraten. Somit ist der Gehalt an mehrfach ungesättigten FS, und nicht der Gesamtfettgehalt in der Nahrung, ausschlaggebend für das Muster des Winterschlafs (KODAMA und PACE, 1964; GEISER und KENAGY, 1987, 1993; FRANK et al., 1991, 1992; GEISER et al., 1992; GEISER und LEARMONTH, 1994; THORP et al., 1994; FRANK und STOREY, 1995; FLORANT et al., 1998; FRANK et al., 1998; HILL und HILL, 2000). Eine indirekte Bestätigung dieser Ergebnisse bietet eine Studie von FIETZ et al. (2003) an Zwergmakis. Diese tropischen Winterschläfer zeigten nur sehr niedrige EFA-Anteile in ihrem Körperfett vor der Ruheperiode. Ihre Hauptbrennstoffquelle während der Hibernation war einfach ungesättigte Ölsäure. In tropischen Zonen repräsentieren EFAs also keine ökologische Grenze für den Winterschlaf, jedenfalls nicht beim Zwergmaki (FIETZ et al., 2003).

Bei insektivoren Winterschläfern, als Beispiel der Ameisenigel, kommen einfach ungesättigte FS am häufigsten in ihrer Nahrung vor. So hat auch das Depotfett dieser Tiere während der Phase vor dem Winterschlaf eine sehr ähnliche FS-Zusammensetzung wie ihre Hauptnahrungsquelle, die Ameise (*Iridomyrmex* sp.). Ölsäure (18:1) ist in beiden (*Iridomyrmex* 60 %, Ameisenigel 62%) die prominenteste FS. Nach ca. 5 Monaten Winterschlaf und einem Gewichtsverlust von 18 %, zeigte sich hingegen eine signifikant andere Zusammensetzung des Fettgewebes. Die Anteile an 18:1 und 16:1 waren gesunken, die gesättigten FS 12:0, 16:0 und 18:0 sowie die mehrfach ungesättigte Linolsäure 18:2 waren dagegen angestiegen. Somit kamen die Autoren zu dem Schluss, dass - ungleich herbivoren Winterschläfern - Ameisenigel einfach ungesättigte FS als Hauptenergiequelle während des Winterschlafs nutzen. Dies erscheint auch im Hinblick auf die Futterzusammensetzung sehr sinnvoll und ermöglicht es, die geringen Anteile an PUFAs in der Nahrung auszugleichen (FALKENSTEIN et al., 2001).

5. Fragestellungen

5.1 Katalogisierung

Das wesentliche Ziel dieser Arbeit war es, einen Katalog der Tierarten zu erstellen, bei denen die FS-Zusammensetzung der Körperlipide gemessen wurde, um somit einen Überblick zu ermöglichen, welche Tierarten in dieser Hinsicht gut, und welche noch nicht untersucht wurden.

5.2 Einfluss der Nahrung

Anhand des gesammelten Datenmaterials sollte überprüft werden, ob es möglich ist, an typischen Nahrungsketten die Persistenz des FS-Musters über verschiedene trophische Ebenen hinweg darzustellen.

5.3 Einfluss der Verdauungsphysiologie

Anhand des gesammelten Datenmaterials sollte überprüft werden, ob die Unterschiede, die zwischen Wiederkäuern und Monogastriern hinsichtlich der FS-Zusammensetzung der Körperlipide belegt sind, sich auch bezüglich anderer Vormagen-Fermentierer demonstrieren lassen. Da bei Tieren mit Vormagen-Fermentation ungesättigte FS aufgrund der Mikrobentätigkeit vor Erreichen des Absorptionsortes modifiziert (gesättigt) werden (vgl. 4.2.2.1), sollten entsprechende FS-Muster feststellbar sein. Innerhalb der Wiederkäuer sollte laut Literatur ein Unterschied im FS-Muster zwischen Laub- und Grasfressern erkennbar sein.

5.4 Einfluss der Körpergröße

Anhand der gesammelten Daten sollte überprüft werden, ob eine zunehmende Körpergröße im zwischenartlichen Vergleich mit einer geringeren Konzentration an DHA bei gleich bleibendem PUFA-Anteil einhergeht (vgl. 4.2.2.3).

5.5 Desaturase-Index

Anhand der gesammelten Daten sollte überprüft werden, ob der Desaturase-Index (vgl. 4.2.1.2) geeignet ist, zwischen Tierarten unterschiedlichen Ernährungstyps Vergleiche anzustellen.

5.6 Vergleich Gefangenschaft – freie Wildbahn

Anhand der gesammelten Daten sollte überprüft werden, ob die vereinzelten Berichte über eine geringere PUFA-Versorgung und einer Erhöhung des n6/n3-Verhältnisses bei in Gefangenschaft gehaltenen Wildtieren ein allgemein zu beobachtendes Muster repräsentieren. Anhand des Holman-Index (vgl. 4.2.1.2) sollte überprüft werden, ob sich Hinweise auf einen Mangel an essentiellen FS aus dem Datenmaterial ableiten lassen.

6. Material und Methoden

Zu Beginn der Arbeit wurde das Stichwort „Fatty Acids“ in die Suchmaschine „Zoological Records“ der Universitätsbibliothek Zürich, Schweiz und in die Suchmaschine „PubMed“ eingegeben. Artikel bis zum Jahr 2004 wurden berücksichtigt. Aus dieser Anzahl von Literaturangaben (ca. 2000) wurden vor allem diejenigen Artikel aus *peer-reviewed journals* ausgewählt, die sich mit der FS-Zusammensetzung verschiedener Gewebe und den sich daraus ergebenden Zusammenhängen, hauptsächlich bei Tieren, beschäftigten. Anhand der Literaturverzeichnisse dieser Artikel wurden weitere Artikel ausgewählt und diese dann auch wieder auf weiterführende Literatur hin ausgewertet.

Tabellen zur FS-Zusammensetzung aus den verschiedenen Artikeln wurden nach Tierarten sortiert und in Excel-Tabellen eingegeben. Die FS-Tabellen sind nach Tierarten und Gewebe geordnet. Dabei wurden nur FS-Werte übernommen, die in Prozent aller (gemessenen) FS angegeben waren. Es wurden nur Artikel aus *peer-reviewed journals* berücksichtigt, in denen ein Mindestmaß an Angaben zu Spezies, Habitat, Fütterung und Versuchsdurchführung gemacht wurden.

Folgende Organe bzw. Organlipide wurden in die Sammlung aufgenommen:

Fett, Skelettmuskel, Leber, Plasma, Serum, Erythrozyten, Dotter und ganze Tiere. Aufgrund geringen Datenaufkommens wurden Gewebe wie Herz und Gehirn nicht in die Sammlung aufgenommen. Die ausgewerteten Lipidfraktionen sind FS total, sowie Phospholipide und Triglyceride. Andere Fraktionen wurden aufgrund der geringen Datenmenge nicht berücksichtigt.

Zur Übersicht wurde eine Aufstellung der verschiedenen Spezies mit den jeweils ausgewerteten Geweben, getrennt nach „Frei lebend“ und „Gefangenschaft“, und der Anzahl der gemessenen FS-Werte, angefertigt.

Für den zwischenartlichen Vergleich war es bei verschiedenen Arten notwendig, Mittelwerte aus den verschiedenen Angaben mehrerer Autoren zu erstellen. Dabei wurde zuerst nach „Frei lebend“ oder „Gefangenschaft“ getrennt. Es wurden nur Autoren zusammengefasst, die in etwa die gleiche Anzahl an verschiedenen FS-Werten ermittelten, um die Ergebnisse nicht durch die Mittelwertbildung zu

verfälschen. Die Körpermassen der verschiedenen Spezies wurden aus Körpermassetabellen (DUNNING, 1992; SILVA und DOWNING, 1995) entnommen. Die Einteilung der Tiere nach der Ernährungsweise erfolgte in die Kategorien Fleischfresser (Säugetierfresser, Fischfresser, Insektenfresser), Allesfresser und Pflanzenfresser (Grasfresser, Blattfresser, Mischäser, Fruchtfresser, Körnerfresser) (nach GRZIMEK, 1993). Die Einteilung der Pflanzenfresser gemäß der Verdauungsphysiologie erfolgte in die Kategorien Dickdarmfermentierer, wiederkäuende und nicht-wiederkäuende Vormagenfermentierer (nach STEVENS und HUME, 2004).

Es wurden mehrere Indices berechnet, um Rückschlüsse auf Mangelsituationen bzw. Enzymaktivitäten ziehen zu können.

Beim Holman-Index $HI = 20:3n9 / 20:4n6$ wurden alle Gewebe mit allen Lipidfraktionen von Freilebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Tieren ausgewertet. Es zeigte sich allerdings, dass beide zur Berechnung nötigen FS nur von sehr wenigen Autoren in ihren Arbeiten berücksichtigt werden. Zur Übersicht wurde eine Tabelle der gefundenen Holman-Indices erstellt.

Der Unsaturation Index (POND et al., 1992) ist eine Maßzahl für die Anzahl der Doppelbindungen pro 100 Acylketten.

$UI = (\text{Summe einfach ungesättigte FS} + \text{Summe doppelt unges. FS} \times 2 + \text{Summe dreifach unges. FS} \times 3 + \text{Summe vierfach unges. FS} \times 4 + \text{Summe fünffach unges. FS} \times 5 + \text{Summe sechsfach unges. FS} \times 6 \text{ usw.}) / 100$

Er gibt somit den Ungesättigtheitsgrad eines Gewebes an. Dieser Index wurde getrennt für jeden Autor und jede Spezies in allen Geweben und Lipidfraktionen berechnet.

Weiterhin berücksichtigt wurde noch der $\Delta 6$ Desaturase-Index. Hierbei werden verschiedene von einem Enzym gebildete FS und ihr Ausgangssubstrat ins Verhältnis gesetzt (vgl. 4.2.1.2). Dadurch soll die Aktivität des jeweiligen Enzyms beurteilt werden. Der $\Delta 6$ Desaturase-Index 1 bezieht sich in meiner Arbeit auf die Ausgangssubstanz und Produkte der $n6$ Reihe, der $\Delta 6$ Desaturase-Index 2 auf FS der $n3$ Reihe.

Die Indices wurden wie folgt berechnet:

$$\Delta 6 \text{ Desaturase-Index 1} = (AA + DGLA) / LA = (20:4n6 + 20:3n6) / 18:2n6$$

$$\Delta 6 \text{ Desaturase-Index 2} = (DHA + EPA) / ALA = (22:6n3 + 20:5n3) / 18:3n3$$

Delta-6 Desaturase Index 3 = (DHA + EPA + AA + DGLA)/ALA + LA = $(22:6n3 + 20:5n3 + 20:4n6 + 20:3n6)/(18:3n3 + 18:2n6)$

Sie wurden für jede Spezies und jedes Gewebe in den Fraktionen FS total und Phospholipide errechnet. Zur Übersicht wurden Tabellen, aufgeteilt nach verschiedenen Geweben, erstellt.

7. Resultate

Insgesamt wurden 609 Artikel bearbeitet, davon enthielten 289 Artikel einen Tabellenteil mit quantitativen Angaben zur FS-Zusammensetzung. Es wurden Angaben zu 562 verschiedenen Spezies ausgewertet, davon 272 Invertebraten, 78 Fische, 1 Amphibie, 23 Reptilien, 67 Vögel und 121 Säuger. Zusätzlich wurden Angaben zu 74 Nahrungspflanzen bzw. Futtermitteln gesammelt.

Die Daten erlaubten bei 276 Spezies (nur Vertebraten) die Berechnung des delta-6-Desaturase-Index, und bei 9 Spezies die des Holman-Index.

Ein Vergleich von frei lebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Individuen war bei 7 Fisch-, 4 Reptilien-, 10 Vögel- und 22 Säugetierspezies möglich.

Nachstehende Tabelle 4 zeigt eine Übersicht der Gewebe und Haltung bezogen auf die einzelnen Spezies.

Die Fülle der so gesammelten Daten erlaubt aus Platzgründen keine Darstellung im Appendix. Die Daten liegen auf CD-ROM in tabellarischer Form an der Abteilung für Zoo-, Heim- und Wildtiere der Vetsuisse-Fakultät, Universität Zürich, vor und können bei Dr. Marcus Clauss angefragt werden.

Tabelle 4: Übersicht der einzelnen Spezies mit Angabe der ausgewerteten Gewebe.

Folgende Abkürzungen wurden verwendet: F = Fett, M = Muskel, L = Leber, S = Serum, P = Plasma, E = Erythrozyten, D = Dotter, TT = Tier total, 1 = Daten unvollständig (d.h., es wurden weniger als 85 % der FS gemessen), 2 = Daten teilweise unvollständig (d.h., von den verschiedenen Autoren haben einige weniger als 85 % der FS gemessen) ; bei einigen Fischarten war nur die englische Bezeichnung eruierbar; in einigen Fällen war kein englischer oder deutscher Artenname eruierbar.

Fische Tierart	Gefangenschaft						Frei lebend						Bem.
	F	M	L	P	D	TT	F	M	L	P	D	TT	
Anguilliformes													
Aal (<i>Anguilla anguilla</i>)		x						x					
Unagi (<i>Anguilla japonica</i>)								x	x				
Atheriniformes													
Kleiner Ährenfisch (<i>Atherina boyeri</i>)								x					
Batoidea													
<i>Amphotistias kuhlii</i>								x	x				
Carcharhiniformes													
Bogenstirn Hammerhai (<i>Sphyrra lewini</i>)								x	x				
Clupeiformes													
Anchovy (<i>Engraulis engrasicolus</i>)								x					
Hering (<i>Clupea harengus</i>)								x					
Sardine (<i>Sardina pilchardus</i>)								x					
Cottoiformes													
Ölfischlein (<i>Comephorus baicalensis</i>)								x	x				1
Ölfischlein (<i>Comephorus dybowski</i>)								x	x				1
Gadiformes													
Aalmutter (<i>Zoarces viviparus</i>)								x	x				
Wittling (<i>Merangius merlangus</i>)								x					
Gasterosteiformes													
Schnepfenfisch (<i>Macrorhamphosus scolopax</i>)													x
Gonorrhynchiformes													
Milchfisch (<i>Chanos chanos</i>)	x		x										
Myctophiformes													
Grossflossiger Laternenfisch (<i>Hygophum makrochir</i>)													x
Hundzahn-Laternenfisch (<i>Ceratoscopelus townsendi</i>)													x
Laternenfisch (<i>Diaphus dumerili</i>)													x
Laternenfisch (<i>Diaphus taaningi</i>)													x
Laternenfisch (<i>Lampanyctus alatus</i>)													x
Perciformes													
Atlantikmakrele (<i>Scomber scombrus</i>)								x					
Blaubarsch (<i>Pomatomus saltator</i>)								x					
Blauflossen Meerbrasse (<i>Acanthoparus cuvieri</i>)								x					
Bluegill (<i>Lebomis makrochirus</i>)								x	x				
Bonito (<i>Sarda sarda</i>)								x					
Buckelschnapper (<i>Lutjanus gibbus</i>)								x	x				
Buntbarsch (<i>Oreochromis spirulus</i>)								x					
Delfinfisch (<i>Coryphaena hippurus</i>)		x	x					x	x				1
Floral wrasse (<i>Cheilinus chlorourus</i>)								x					
Gelbstreifenfüsillier (<i>Caesio caerulaurea</i>)								x	x				
Gemeine Pandora (<i>Pagellus erythrinus</i>)								x					
Gestreifte Seearbe (<i>Mugil cephalus</i>)								x					
Goldstreifenfüsillier (<i>Pristipomoides typus</i>)								x					
Grouperfisch (<i>Epinephelus suillis</i>)								x					

Fische Tierart	Gefangenschaft						Freilebend						Bem.
	F	M	L	P	D	TT	F	M	L	P	D	TT	
Harlekinsüßlippe (<i>Plectrorhynchus lineatus</i>)								x	x				
Höhlenlippfisch (<i>Chelinus trilobatus</i>)								x					
Isaza (<i>Chaenogobius isaza</i>)												x	
Langnasendoktorfisch (<i>Naso brevirostris</i>)								x	x				
Langnasenkaiserfisch (<i>Lethrinus elongatus</i>)								x	x				
Orangefleck Doktorfisch (<i>Acanthurus olivaceus</i>)								x					
Pferdemakrele (<i>Trachurus trachurus</i>)								x					
Rotbrustprachtlippfisch (<i>Cheilinus fasciatus</i>)								x	x				
Rote Seearbe (<i>Mullus surmuletus</i>)								x					
Roter Clownlippfisch (<i>Coris gaimardi</i>)								x	x				
Runder Gobi (<i>Neogobius melanostomus</i>)								x					
Sägebarsch (<i>Serranus cabrilla</i>)								x					
Schiffshalter (<i>Echeneis naucrates</i>)								x	x				
Schwarzpunktkaiserfisch (<i>Lethrinus semicinctus</i>)								x	x				
Schwarzstreifenschnapper (<i>Lutjanus semicinctus</i>)									x				
Silberne Pampel (<i>Pampus argenteus</i>)								x					
Spanische Makrele (<i>Scomber japonicus</i>)								x					
Streifenschnapper (<i>Lutjanus quinquileanatus</i>)								x					
Tiger-toothed croaker (<i>Otolithes argenteus</i>)								x					
Umberfisch (<i>Argyrosomus regius</i>)		x						x					
Yoshinobori (<i>Rhinogobius brunneus</i>)												x	
Zweifbandbrasse (<i>Parupeneus barberinus</i>)								x	x				
Pleuronectiformes													
Seezunge (<i>Solea vulgaris</i>)								x					
Steinbutt (<i>Scophthalmus maximus</i>)		x	x					x					1
Salmoniformes													
Ayu (<i>Plecoglossus altivelis</i>)		x	x									x	
Biwamasu (<i>Oncorhynchus masou rhodurus</i>)								x	x				
Coho Lachs (<i>Oncorhynchus kisutch</i>)			x			x							1
Hornhecht (<i>Belone belone</i>)								x					
Lachs (<i>Salmo salar</i>)		x	x			x		x	x			x	1
Ohkuchibasü (<i>Micropterus salmoides</i>)								x	x				
Regenbogenforelle (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)								x					
Regenbogenforelle (<i>Salmo gairdneri</i>)		x				x		x	x			x	
Ribbon sawtail fish (<i>Idiacanthus fasciola</i>)												x	
Zwergmaräne (<i>Coregonus albula</i>)								x					
Scorpaeniformes													
Großer Drachenkopf (<i>Scorpaena scrofa</i>)								x					
Roter Knurrhahn (<i>Trigla lucerna</i>)								x					
Selachii													
Goldener Hundshai (<i>Centroscyrnus crepidater</i>)									x				
Hundshai (<i>Centrophorus scalpratus</i>)									x				
Pazifischer Schlafhai (<i>Somniosus pacificus</i>)									x				
Plunket Hundshai (<i>Centroscyrnus plunketi</i>)									x				
Stachelhai (<i>Etmopterus granulosus</i>)									x				
Vogelschnabeldornhai (<i>Deania calcea</i>)									x				
Siluriformes													
Namazu (<i>Silurus asotus</i>)								x	x				
Wels (<i>Silurus glanis</i>)		x						x					

Fische

Tierart	Gefangenschaft						Freilebend						Bem.
	F	M	L	P	D	TT	F	M	L	P	D	TT	
Stomiiformes													
Elongated bristlemouth fish (<i>Gonostoma elongatum</i>)													x
Tetraodontiformes													
Drückerfisch (<i>Abalistes stellares</i>)								x	x				
Gesamt	1	7	6	0	0	3	0	58	31	0	0	13	

Amphibien

Tierart	Gefangenschaft						Freiheit						Bem.
	F	M	L	S	P	E	F	M	L	S	P	E	
Teichfrosch (<i>Rana esculenta</i>)	x		x										
Gesamt	1		1										

Reptilien

Tierart	Gefangenschaft						Freilebend						Bem.
	F	M	L	P	D	TT	F	M	L	P	D	TT	
Echsen													
Australische Agame (<i>Amphibolurus nuchalis</i>)	x	x	x										
Bindenwaran (<i>Varanus salvator</i>)	x												
Brückenechse (<i>Sphenodon punctatus</i>)				x			x		x	x			2
Dornschwanzagame (<i>Uromastix hardwickii</i>)							x						
Stachelleguan (<i>Sceloporus jarrovi</i>)							x				Ei		
Wüstenleguan (<i>Dipsosaurus dorsalis</i>)	x	x	x										
Krokodile													
Alligator (<i>Alligator mississippiensis</i>)			x		x				x		x		
Alligator (<i>Alligator sinensis</i>)	x	x											
Krokodil (<i>Crocodylus porosus</i>)	x												
Nilkrokodil (<i>Crocodylus niloticus</i>)		x		x			x			x			
Schildkröten													
Atlantische Bastardschildkröte (<i>Lepidochelys kempfi</i>)							x						
Gr. Keuzbrustschildkröte (<i>Staurotypus triporcatus</i>)							x						
Griech. Landschildkröte (<i>Testudo hermanni boettgeri</i>)					x								
Großkopfschlammschildkröte (<i>Claudius angustatus</i>)							x						2
Grüne Meerschildkröte (<i>Chelonia mydas</i>)	x						x						
Lederschildkröte (<i>Dermochelys coriacea</i>)							x						
Rotwangenschmuckschildkröte (<i>Pseudemys scripta</i>)							x						2
Schnappschildkröte (<i>Chelydra serpentina</i>)							x						
Tabaskoschildkröte (<i>Dermatemys mawii</i>)							x						
Unechte Karettschildkröte (<i>Caretta caretta caretta</i>)							x						
Weißmaul-Klappschildkröte (<i>Kinosternum leucostomus</i>)							x						2
Schlangen													
Netzpython (<i>Python reticulatus</i>)	x												
Seeschlange (<i>Laticauda colubrina</i>)							x						
Gesamt	7	4	3	2	2	0	14	0	2	2	2	0	

Vögel	Gefangenschaft						Freilebend						
Tierart	F	M	L	P	D	TT	F	M	L	P	D	TT	Bem.
Anseriformes													
Eiderente (<i>Somateria mollissima</i>)											X		
Graugans (<i>Anser anser</i>)					X						X		
Kanadagans (<i>Branta canadensis</i>)	X				X						X		
Stockente (<i>Anas platyrhynchos</i>)	X				X								
Apterygiformes													
Kiwi (<i>Apteryx australis mantelli</i>)					Ei								
Casuariiformes													
Emu (<i>Dromolus novae-hollandiae</i>)	X												
Charadrii													
Lari													
Heringsmöwe (<i>Larus argentatus</i>)											X		
Möwe (<i>Larus fuscus</i>)								X	X		X		
Schwarzkopfmöwe (<i>Larus ridibundis</i>)											X		
Columbiformes													
Gefleckte Perlhalstaube (<i>Streptopelia C. chinensis</i>)					X								
Schopftauben (<i>Ocyphaps lophotes</i>)					X								
Falconiformes													
Amerik. Turmfalke (<i>Falco sparverius</i>)					X						X		
Galliformes													
Amherstfasan (<i>Chrysolophus amherstiae</i>)					X								
Auerhuhn (<i>Tetrao urogallus</i>)					X								
Blauer Ohrfasan (<i>Crossoptilon auritum</i>)					X								
Carolina Sumpfhuhn (<i>Porzana carolina</i>)	X												1
Chinesischer Ringfasan (<i>Phasianus colchicus torquatus</i>)					X								
Fasan (<i>Phasianus colchicus</i>)		X			X				X		X		
Glattfußhuhn (<i>Gallus sonnerati</i>)					X								
Goldfasan (<i>Chrysolophus pictus</i>)					X								
Haushuhn (<i>Gallus gallus</i>)		X	X	X	X								
Japanwachtel (<i>Coturnix coturnix japonica</i>)					X								
Pute (<i>Meleagris gallopavo</i>)					X								
Rebhuhn (<i>Lyrurus tetrix</i>)							X						
Rotfußrebhuhn (<i>Alectoris rufa</i>)					X						X		
Schakuhuhn (<i>Pipile jacutinga</i>)					X								
Seidenhuhn (<i>Gallus gallus</i>)					X								
Silberfasan (<i>Gennaues n. nycthemerus</i>)					X								
Steinhuhn (<i>Alectoris chucar</i>)							X						
Straußwachtel (<i>Rollulus roulroul</i>)					X								
Wachtel (<i>Lagopus lagopus</i> + <i>L. mutus</i>)							X	X	X				
Passeriformes													
Oscines													
Birkenzeisig (<i>Acanthis flammea</i>)	X						X						
Blaurückenwalsänger (<i>Dendroica caerulescens</i>)						X							
Bobolink (<i>Dolichonyx oryzivorus</i>)							X						2
Brauenwalsänger (<i>Vermivora peregrina</i>)						X	X						2
Braunbrustwalsänger (<i>Dendroica castanea</i>)						X							
Dachsammer (<i>Zonotrichia leucophrys</i>)						X						X	
Drosselwalsänger (<i>Seiurus noveboracensis</i>)						X							
Fichtenwalsänger (<i>Dendroica fusca</i>)						X							

Vögel Tierart	Gefangenschaft						Freilebend						Bem.
	F	M	L	P	D	TT	F	M	L	P	D	TT	
Gelbscheitelwalsänger (<i>Dendroica pensylvanica</i>)						x							
Grauwangendrossel (<i>Catharus minimus</i>)						x							
Grünwalsänger (<i>Dendroica virens</i>)						x							
Indigofink (<i>Passerina cyanea</i>)						x							
Kentuckywalsänger (<i>Oporornis agilis</i>)						x							
Kletterwalsänger (<i>Mniotilta varia</i>)						x							
Kronwalsänger (<i>Dendroica coronata</i>)						x							
Magnolienwalsänger (<i>Dendroica magnolia</i>)							x						2
Pieperwalsänger (<i>Seiurus auricapillus</i>)						x							
Rosenbrustkernknacker (<i>Pheucticus ludovicianus</i>)						x							
Rotaugenvireo (<i>Vireo olivaceus</i>)						x	x						2
Rotkehlchen (<i>Erithacus rubecula</i>)											x		
Rubinleckwalsänger (<i>Vermivora ruficapilla</i>)						x							
Schlichtvireo (<i>Vireo philadelphicus</i>)						x							
Schnapperwalsänger (<i>Setophaga ruticilla</i>)						x							
Star (<i>Sturnus vulgaris</i>)							x						
Streifenwalsänger (<i>Dendroica striata</i>)						x							
Tigerwalsänger (<i>Dendroica tigrina</i>)						x							
Walddrossel (<i>Hylocichla mustelina</i>)						x							
Winterammer (<i>Junco hyemalis</i>)						x							
Psittaciformes													
Dunkelroter Ara (<i>Ara chloroptera</i>)					x								
Rheiformes													
Rhea (<i>Rhea americana</i> + <i>Pteroculmia pennata</i>)		x											
Sphenisciformes													
Adeliepinguin (<i>Pygoscelis adeliae</i>)							x						
Kaiserpinguin (<i>Aptenodytes forsteri</i>)							x						
Königspinguin (<i>Aptenodytes patagonicus</i>)							x						
Magellanpinguin (<i>Spheniscus magellanicus</i>)									x				
Rockhopperpinguin (<i>Eudyptes crestatus</i>)									x				
Struthioniformes													
Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	x	x			x						x		
Gesamt	6	4	1	1	24	23	12	2	5	0	11	1	

Säugetiere Tierart	Gefangenschaft						Freiheit						Bem.
	F	M	L	S	P	E	F	M	L	S	P	E	
Beuteltiere													
Didelphidae													
Bürstenschwanzopossum (<i>Trichosurus vulpecula</i>)							x	x	x				
Ringelschwanzopossum (<i>Pseudocheirus peregrinus</i>)							x						
Macropodidae													
Antilopenkänguruh (<i>Macropus antilopinus</i>)							x	x	x				
Graues Riesenkänguruh (<i>Macropus major</i>)							x	x					
Graukänguruh (<i>Macropus giganteus</i>)								x					
Langnasen Potoroo (<i>Potorous tridactylus</i>)								x					
Rotes Riesenkänguruh (<i>Megaleia rufa</i>)								x					
Schwarzfuß Felsenwallaby (<i>Petrogale lateralis</i>)								x					
Schwarzschwanzwallaby (<i>Wallabia bicolor</i>)								x					

Säugetiere

Tierart	Gefangenschaft						Freiheit						Bem.
	F	M	L	S	P	E	F	M	L	S	P	E	
Wallaby (<i>Protemnodon eugenii</i>)					x								
Walleroo (<i>Macropus robustus</i>)								x					
Phalangeridae													
Koala (<i>Phascolarctos cinereus</i>)								x	x				
Vombatidae													
Wombat (<i>Vombatus ursinus</i>)	x							x					
Breitnasenwombat (<i>Lasiorchinus latifrons</i>)	x												
Fledermäuse													
Kleine braune Fledermaus (<i>Myotis lucifugus</i>)							x						
<i>Myotis thysanodes</i>							x						
Yuma-Fledermaus (<i>Myotis yumanensis</i>)							x						
Fleischfresser													
Canidae													
Blaufuchs (<i>Alopex lagopus</i>)	x		x				x						
Hund (<i>Canis familiaris</i>)					x								
Tüpfelhyäne (<i>Crocuta crocuta</i>)								x	x				
Waschbärhund (<i>Nyctereutes procyonoides</i>)							x						
Wolf (<i>Canis lupus</i>)					x		x						
Felidae													
Gepard (<i>Acinonyx jubatus</i>)			x	x					x				
Katze (<i>Gattus felix</i>)	x				x								
Löwe (<i>Panthera leo</i>)	x												
Puma (<i>Felix concolor</i>)	x												
Tiger (<i>Felix tigris</i>)	x												
Mustelidae													
Bisamratte (<i>Ondatra zibethicus</i>)							x		x				
Dachs (<i>Taxidea taxus</i>)							x						
Fischotter (<i>Lutra lutra</i>)							x						
Nerz (<i>Mustela vison</i>)	x		x		x								
Pinnipedia													
Kegelrobbe (<i>Halichoerus grypus</i>)							x		x				
Mönchsrobbe (<i>Monachus monachus</i>)								x	x				
Pelzrobbe (<i>Callorhinus ursinus</i>)							x						
Ringelrobbe (<i>Phoca hispida botnica</i>)							x		x				
Ringelrobbe (<i>Phoca hispida hispida</i>)							x		x				
Ringelrobbe (<i>Phoca hispida ladogensis</i>)							x		x				
Saima Ringelrobbe (<i>Phoca hispida saimensis</i>)							x		x		x		
Seehund (<i>Phoca vitulina</i>)	x												
Uruguay Pelzrobbe (<i>Arctocephalus australis</i>)							x		x				
Walross (<i>Odobenus rosmarus divergens</i>)							x						
Ursidae													
Braunbär (<i>Ursus arctos arctos</i>)					x		x						
Ceylonbär (<i>Melursus ursinus</i>)							x						
Eisbär (<i>Ursus maritimus</i>)	x				x		x						
Großer Panda (<i>Ailuropoda melanoleuca</i>)	x												
Hasenartige													
Feldhase (<i>Lepus europaeus</i>)							x	x					
Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)		x			x		x	x	x				
Insektenfresser													
Baumspitzmaus (<i>Tupia tana</i>)			x										
Etruskerspitzmaus (<i>Suncus etruscus</i>)			x										
Hauspitzmaus (<i>Crocidura russula</i>)			x										
Igel (<i>Erinaceus europaeus</i>)							x						
Waldspitzmaus (<i>Sorex araneus</i>)								x	x				
Wasserspitzmaus (<i>Neomys fodiens</i>)								x	x				

Säugetiere**Tierart****Gefangenschaft****Freiheit**

F	M	L	S	P	E	F	M	L	S	P	E	Bem.
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	------

KloakentiereAmeisenigel (*Tachyglossus aculeatus*)Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*)**Nagetiere****Hörnchen**Backenhörnchen (*Eutamias amoenus*)Europäischer Biber (*Castor fiber*)Gelbbäuchiges Murmeltier (*Marmota flaviventris*)Goldmantelziegel (*Spermophilus lateralis*)Kanadischer Biber (*Castor canadensis*)Polarderhörnchen (*Citellus parryi*)Streifenziegel (*Citellus tridecemlineatus*)Vancouver Murmeltier (*Marmota vancouverensis*)Waldmurmeltier (*Marmota monax*)**Mäuseverwandte**Hamster (*Phodopus sungorus*)Hirschmaus (*Peromyscus maniculatus*)Labormaus (*Mus musculus*)Ratte (*Rattus norvegicus*)Syrischer Hamster (*Mesocricetus auratus*)Wühlmaus (*Lemmus sibiricus*)**Meerschweinchenverwandte**Meerschwein (*Cavia aperea porcellus*)**Paarhufer****Wiederkäuer****Bovidae**Büffel (*Syncerus caffer*)Eland (*Taurotragus oryx*)Gemse (*Rupicapra rupicapra*)Hartebeest (*Aelaphus buselaphus*)Korrigum (*Damaliscus korrigum*)Mufflon (*Ovis musimon*)Oryx (*Oryx gazella*)Pronghorn (*Antilocarpa americana*)Rind (*Bos taurus*)Schaf (*Ovis ammon*)Uganda Kob (*Adenota kob*)**Cervidae**Elch (*Alces alces*)Maultierhirsch (*Odocoileus hemionus*)Reh (*Capreolus capreolus*)Rentier (*Rangifer tarandus*)Rotwild (*Cervus elaphus*)Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*)**Giraffidae**Giraffe (*Giraffa camelopardalis*)**Schweineverwandte**Flußpferd (*Hippopotamus amphibius*)Peccari (*Pecari tajacu*)Schwein (*Sus scrofa*)Warzenschwein (*Phacochoerus aethiopicus*)**Schwielensohler**Dromedar (*Camelus dromedarius*)Kamel (*Camelus bactrianus*)

Säugetiere

Tierart	Gefangenschaft						Freiheit						Bem.
	F	M	L	S	P	E	F	M	L	S	P	E	
Lama (<i>Lama glama</i>)					x								
Primaten													
Callitrichidae													
Weißbüschelaffe (<i>Callithrix jacchus</i>)		x	x		x								
Cebinae													
Brüllaffe (<i>Alouatta palliata</i>)											x		
Kapuzineraffe (<i>Cebus capucinus</i>)			x										
Cercopithecidae													
Pavian (<i>Papio hamadryas</i>)	x												
Lemuridae													
Zwergmaki (<i>Cheirogaleus medius</i>)							x						
Pongidae													
Schimpanse (<i>Pan troglodytes</i>)	x				x		x						
Rüsseltiere													
Afrikanischer Elefant (<i>Loxodonta africana</i>)			x		x	x	x		x	x	x		
Asiatischer Elefant (<i>Elephas maximus</i>)					x	x							
Sirenia													
Gabelschwanzseekuh (<i>Dugong australis</i>)								x					
Unpaarhufer													
Nashörner und Tapire													
Breitmaulnashorn (<i>Ceratotherium simum</i>)					x								
Panzernashorn (<i>Rhinoceros unicornis</i>)		x											
Schabrackentapir (<i>Tapirus indicus</i>)					x								
Spitzmaulnashorn (<i>Diceros bicornis</i>)		x		x	x								2
Sumatranashorn (<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>)		x											
Pferdeverwandte													
Bergzebra (<i>Equus zebra</i>)					x								
Esel (<i>Equus asinus</i>)					x								
Onager (<i>Asinus hemionus</i>)					x								
Pferd (<i>Equus caballus</i>)	x				x								
Wildpferd (<i>Equus przewalsky</i>)					x								
Zebra (<i>Equus burchelli</i>)					x		x	x	x				2
Waltiere													
Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)	x		x		x		x	x	x				
Finwal (<i>Balaenoptera physalus</i>)							x						
Pottwal (<i>Physeter macrocephalus</i>)							x						
Seiwal (<i>Balaenoptera borealis</i>)							x	x	x				
Streifendelfin (<i>Stenella coeruleoalba</i>)							x	x					
Weißer Wal (<i>Delphinapterus leucas</i>)							x						
Gesamt	32	13	21	9	28	2	62	37	32	2	3	0	

8. Diskussion

8.1 Kritik der Methoden

Da die FS-Zusammensetzung nicht in absoluten Zahlen, sondern stets als Anteil aller (identifizierten) FS angegeben wird, ist die Vergleichbarkeit auch zwischen Publikationen gewährleistet, zwischen denen große zeitliche sowie thematische Abstände vorliegen. Allerdings fiel bei der Erstellung der Datengrundlage für die Auswertung auf, dass in Publikationen älteren Ursprungs häufig die länger kettigen, mehrfach ungesättigten FS nicht berücksichtigt waren (Elch: MATTSON et al., 1964; GARTON et al., 1971; TANHUANPÄÄ und PULLIAINEN, 1975; CORDAIN et al., 2002; Rind: GARTON 1960; EICHHORN et al., 1986; Rotwild: GARTON 1960; SCHUBERT 1969; CORDAIN et al., 2002; Schwein: LEAT 1963; OTTEN et al., 1993; KLINGENBERG et al., 1995), auch wenn der Gesamtanteil der identifizierten FS annähernd gleich hoch ist. Dies spricht dafür, dass sich die analytischen Methoden – bei gleich bleibendem Analyseprinzip – im Laufe der Zeit verfeinert haben. Für spezielle Fragestellungen, die insbesondere auf die PUFAs abzielen, ist daher anzuraten, ein Fehlen einer entsprechenden Angabe nicht mit einem Anteil von Null gleichzusetzen, sondern die entsprechende Publikation nicht in die Auswertung mit aufzunehmen. Nur bei explizitem Aufführen einer FS und einem Analysewert von Null ist der Wert zu übernehmen. Da in den verschiedenen Publikationen oft unterschiedliche FS-Gruppen gemessen werden, ist es notwendig, die Ergebnisse in Gruppen (SFA, MUFA, PUFA) zusammenzufassen bzw. den UI zu berechnen.

Ein wichtiger Faktor, der bei der Analyse von FS in Probenmaterial beachtet werden muss, ist der Verlust bestimmter FS z. B. bei der Trocknung von Futtermitteln. So konnten z. B. GRANT et al. (2002) nachweisen, dass der Gehalt an LA in getrocknetem und frischen Pflanzenmaterial nahezu gleich bleibt, während der Gehalt von ALA um bis zu 70 % verringert wird (Tab. 5). Aus diesem Grunde wird verständlich, warum in den meisten Literaturangaben Blätter einen vergleichsweise niedrigen Anteil an ALA haben, der eigentlich um einen - für jede Studie eigens zu bestimmenden - Faktor korrigiert werden müsste.

Die Aufnahme von FS durch tierische Organismen scheint vor allem eine Sättigung der in Pflanzen vor allem vorkommenden PUFAs darzustellen.

Tabelle 5: Gehalte an LA und ALA (mg/kg Trockensubstanz) verschiedener nordamerikanischer Laubblätter vor und nach der Trocknung (GRANT et al., 2002).

Nordamerikanische Laubblätter	Tag 0	Tag 140	Verlust in %
18:2 (n6)			
<i>Liquidambar styraciflua</i>	1029	723	30
<i>Liriodendron tulipifera</i>	808	1326	-64
<i>Malus coronaria</i>	491	562	-14
<i>Morus alba</i>	1332	1993	-50
<i>Platanus occidentalis</i>	564	1065	-89
<i>Populus deltoides</i>	861	629	27
<i>Rhus glabra</i>	1437	723	50
<i>Salix babylonica</i>	1783	863	52
<i>Vitis labrusca</i>	1815	1947	-7
18:3 (n3)			
<i>Liquidambar styraciflua</i>	6159	2179	65
<i>Liriodendron tulipifera</i>	6202	1969	68
<i>Malus coronaria</i>	5829	1781	69
<i>Morus alba</i>	10435	2650	75
<i>Platanus occidentalis</i>	4818	484	90
<i>Populus deltoides</i>	4722	1521	68
<i>Rhus glabra</i>	10943	5372	51
<i>Salix babylonica</i>	7394	760	90
<i>Vitis labrusca</i>	7786	3387	57

8.2 FS-Zusammensetzung von Tieren und Futtermitteln

Die große Vielzahl von Angaben zur FS-Zusammensetzung der verschiedenen Lebewesen ist in den Rohdaten dieser Arbeit gesammelt, und kann bei Interesse angefordert werden (vgl. 7.). Aus diesen Angaben sollen allgemeingültige Muster abgeleitet werden, die Aufschluss über die FS-Zusammensetzung von Lebewesen und ihrer Nahrung geben.

Die anhand der Rohdaten abgeschätzten Anteile von FS für wesentliche Tier- und Pflanzengruppen sind in Tab. 6 zusammengefasst. Innerhalb der Pflanzenteile fällt auf, dass grüne Pflanzenteile einen außerordentlich hohen Anteil an ALA aufweisen, während Samen/Getreide hohe Anteile an LA und Eicheln hohe Anteile an Ölsäure aufweisen. Die Angaben zu Walnüssen und Haselnüssen zeigen, dass man bezüglich der Nüsse keine verallgemeinerte Aussage treffen kann – hier dominieren entweder die Ölsäure oder die LA. Bemerkenswert ist, dass offenbar nur Pflanzen mit einem derart hohen ALA-Anteil ausgestattet sind; ob dies mit der Fähigkeit zur Photosynthese zusammenhängt, ist meines Wissens nicht geklärt. Jedenfalls ist auffällig, dass Bakterien und tierische Organismen einen deutlich höheren Anteil an gesättigten FS aufweisen. Tierisches Leben ist scheinbar nur mit einem insgesamt verringerten Anteil an ungesättigten FS möglich. Die Algen – die als Zwischenstufen

zwischen tierischen Einzellern und grünen Pflanzen betrachtet werden könnten – weisen sowohl hohe Anteile an gesättigten FS wie auch an ALA auf.

Besonders hoch erscheint der Anteil kurzer, gesättigter FS bei den Bakterien und Protozoen. Bei Weichtieren steigt der Anteil an Ölsäure an, die bei den Insekten den Hauptanteil der FS ausmacht. Die Ölsäure ist auch bei den Wirbeltieren – in geringerem Ausmaß – die wichtigste FS. Länger kettige, mehrfach ungesättigte FS machen bei den meisten Organismen nur einen unbedeutenden Anteil aus; sie kommen in der marinen Nahrungskette vor. Beachtenswert ist allerdings, dass ihr Anteil bei den terrestrischen Wirbeltieren im Vergleich zu Weichtieren, Insekten oder Einzellern deutlich erhöht ist. Die Gründe für diese Muster sind meines Wissens nicht detailliert erforscht. Besonders bemerkenswert erscheint in dieser Hinsicht die Diskrepanz zwischen den Hauptanteilen bei grünen Pflanzen und herbivoren Vertebraten. Ungeachtet der Bedeutung, die verhältnismäßig geringe Unterschiede im PUFA-Muster für die Gesundheit von Mensch und Tier haben können (s. Literaturübersicht), erscheint die Bedeutung von gesättigten FS für tierische Lebewesen generell, und für höhere Wirbeltiere im Besonderen, beachtlich und sollte genauer geklärt werden.

Aufgrund dieser Beobachtungen lassen sich verschiedene Vorhersagen treffen: Tiere, die sich von Körnern und Samen ernähren, sollten einen höheren Anteil an LA aufweisen als solche, die sich von grünen Pflanzenteilen ernähren. Tiere, bei denen Bakterien einen wesentlichen Anteil der vom Körper aufgenommenen FS stellen, sollten einen höheren Anteil an gesättigten FS aufweisen als Tiere, die keine bakteriellen FS absorbieren. Insektenfresser sollten besonders hohe Anteile an Ölsäure aufweisen.

8.2.1 Einfluss der Nahrung

In diesem Abschnitt wird versucht, mit Hilfe von, aus verschiedenen Publikationen zusammengestellten, Nahrungsketten die Persistenz der soeben erwähnten FS-Mustern über verschiedene trophische Ebenen hinweg darzustellen. Die Nahrungsketten wurden so gewählt, dass sie der natürlichen Nahrungsauswahl der entsprechenden Spezies möglichst nahe kommen. Es soll gezeigt werden, wie weit in bestimmten Fällen die FS-Zusammensetzung des Futtermittels bzw. Beutetieres diejenige des Pflanzenfressers bzw. Jägers bestimmt. Allerdings musste hierbei festgestellt werden, dass es trotz der großen Datenfülle nur in wenigen Fällen

Tabelle 6: Übersicht über die FS-Zusammensetzung verschiedener Organismen bzw. Futtermittel (Angaben in % aller FS, bei den Tieren Werte aus Muskelfleisch). Die FS, die den Hauptanteil stellt, ist fettgedruckt. Abschätzung auf Grund der Rohdaten

Organismus	16:0	18:0	18:1n9	18:2n6	18:3n3	AA/EPA/ DHA
Gras	10-20	<5	5	10-40	40-65	<5
Blätter	15-25	0-15	5-15	10-35	10-65	<5
Getreide	10-15	<5	<5	45	10	<5
Mais	10	10	25	60	<5	<5
Eicheln	10-15	5-10	35-50	25-45	<5	<5
Haselnuss	5	<5	75-85	5-15	<5	<5
Walnuss	5-10	<5	15-20	55-65	10-15	<5
Algen	15-25	<5	5-20	<5-10	<5-30	<5-15
Bakterien	35	30	<5	<5	<5	<5
Protozoen	40	10	15	15	<5	<5
Weichtiere	25-35	10-20	15-25	5-10	<5	5-10
Insekten	15-30	<5	30-65	10-20	0-15	<5
Fische	20-30	<5-10	10-20	<5-10	<5	10-25
Amphibien	10-15	<5	35-40	10-15	5-10	<5
Reptilien	10-20	5-15	10-45	10-30	<5	<5-10
Vögel	10-25	10-35	15-30	15-30	<5	10-20
Säugetiere	20-25	10-15	25-45	10-15	<5-10	<5-10

möglich war, sinnvolle Datenkombinationen zu erstellen. Diese Schwierigkeit weist darauf hin, wie wichtig es ist, dass für die Darstellung derartiger Zusammenhänge zeitnah repräsentative Proben aller Stufen der Nahrungskette genommen und analysiert werden.

Bei körner – und samenfressenden Nagetieren, wie dem Eichhörnchen, würde man einen relativ hohen Anteil an Ölsäure und LA im Fettgewebe erwarten, da Samen und Körner reich an diesen sind. In der entsprechenden Nahrungskette zeigen sich im Falle der Ölsäure, der LA sowie des Unsaturation Index von Futtermitteln und Pflanzenfresser gute Übereinstimmungen (Tab. 7).

Tabelle 7: Nahrungskette Eicheln + Samen, Eichhörnchen (Gesamtlipide im Fettgewebe). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (PLATNER et al., 1972; HEITMEYER und FREDRICKSON, 1990)

Spezies:	Knöterich (<i>Polygonum lapathifolium</i>)	Eiche (<i>Quercus phellos</i>)	Hühnerhirse (<i>Echinochlia crusgalli</i>)	Eichhörnchen (<i>Citellus trid.</i>)
16:0	6.90	16.80	11.40	16.70
18:0	5.30	8.10	4.50	6.27
18:1 (n9)	23.70	46.20	24.20	44.23
18:2 (n6)	58.80	25.40	57.30	26.30
18:3 (n3)	4.20	1.00	1.60	1.60
Gesättigte FS:	12.70	26.40	16.40	23.82
Einf. Unges. FS:	24.40	46.70	24.50	47.18
PUFA's:	63.00	26.40	59.10	28.35
Unges./Ges. FS	6.88	2.77	5.10	3.17
n3:	4.20	1.00	1.60	1.60
n6:	58.80	25.40	57.50	26.75
n3/n6:	0.07	0.04	0.03	0.06
Unsaturation Index	1.55	1.01	1.45	1.06

Die Persistenz von Ölsäure in der Nahrungskette von Insekten und Insektenfressern lässt sich anhand von Angaben zu Insekten und Igel gut demonstrieren (Tab. 8).

Tabelle 8: Nahrungskette Mehlkäfer + Heuschrecke (Gesamtlipide im Tierkörper) und Igel (Triglyceride, Fettgewebe). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (FAZWI et al., 1961; THOMPSON 1973; LAUKOLA 1980)

Spezies:	Mehlkäfer (<i>Tenebrio molitor</i>)	Wanderheuschrecke (<i>Locusta m. m.</i>)	Igel (<i>Erinaceus europaeus</i>)
16:0	23.60	25.50	14.51
18:0	1.40	5.80	2.28
18:1 (n9)	44.70	47.60	51.77
18:2 (n6)	24.10	13.10	5.34
Gesättigte FS:	26.50	32.40	21.51
Einf. Unges. FS:	49.20	47.60	69.61
PUFA's:	25.60	20.00	8.89
Unges./Ges. FS	2.82	2.09	3.65
n3:	1.50	6.90	1.01
n6:	24.10	13.10	7.88
n3/n6:	0.06	0.53	0.13
Unsaturation Index	1.02	0.95	0.96

Der hohe PUFA-Anteile in einer marinen Nahrungskette zeigt sich beim Vergleich von Krill, Hering, Robbe und Eisbär (Tab. 9).

Der prinzipielle Zusammenhang zwischen dem FS-Muster eines terrestrischen Beutetieres und seines Beutegreifers wird am Beispiel von Antilope und Gepard veranschaulicht (Tab. 10).

Tabelle 9: Nahrungskette Krill, Hering (Gesamtlipide, Muskel), Robbe (Triglyceride, Muskel), Eisbär (Triglyceride, Fett). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (LINKO et al., 1985; POND et al., 1992; HENDERSON et al., 1994; HAGEN et al., 2001)

Spezies:	Antarktischer Krill (<i>Euphausia superba</i>)	Baltischer Hering (<i>Clupea harengus</i>)	Mönchsrobbe (<i>Monachus monachus</i>)	Eisbär (<i>Ursus maritimus</i>)
16:0	16.70	22.20	11.80	6.75
18:0	1.20	1.50	3.50	1.47
18:1 (n9)	17.60	20.90	18.80	38.43
18:2 (n6)	2.50	6.00	2.40	3.07
22:6 (n3)	15.20	12.00	10.30	6.73
Gesättigte FS:	22.90	32.00	20.20	12.32
Einf. Unges. FS:	25.10	22.80	31.90	66.18
PUFA's:	47.90	35.50	40.30	15.99
Unges./Ges. FS	3.19	1.82	3.57	6.67
n3:	44.50	28.10	20.20	6.73
n6:	3.40	7.40	20.10	9.26
n3/n6:	13.09	3.80	1.00	0.73
Unsaturation Index	2.67	1.82	2.10	1.44

Tabelle 10: Nahrungskette Antilope (Gesamtlipide, Leber), Gepard (Phospholipide (EPG), Leber). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (CRAWFORD et al., 1970; DAVIDSON et al., 1986)

Spezies:	Elandantilope (<i>Taurotragus oryx</i>)	Gepard (<i>Acinonyx jubatus</i>)
16:0	11.00	17.50
18:0	24.00	16.90
18:1 (n9)	19.00	19.80
18:2 (n6)	14.00	14.50
18:3 (n3)	4.50	2.50
20:4 (n6)	7.70	13.00
22:5 (n3)	5.60	2.40
22:6 (n3)	3.40	3.40
Gesättigte FS:	39.10	34.90
Einf. Unges. FS:	21.00	23.10
PUFA's:	37.70	42.00
Unges./Ges. FS	1.50	1.90
n3:	14.80	11.10
n6:	22.90	30.90
n3/n6:	0.65	0.40
Unsaturation Index	1.52	1.70

Wenn die PUFA-Anteile im Fettgewebe von den Säugetieren, die die Nahrungsfette vermeintlich direkt aufnehmen (also ohne Vormagenfermentierer) betrachtet werden, so ergibt sich ein relativ einheitliches Muster (Abb. 1): Pflanzenfresser sowie marine Säuger haben vergleichsweise hohe Anteile an PUFA in ihrem Körperfett, während Allesfresser, Insektenfresser und terrestrische Carnivore vergleichsweise niedrigere Werte aufweisen. Dabei lässt sich bei der Gruppe der Insektenfresser/Fleischfresser

ein Abwärtstrend mit zunehmender Körpermasse erkennen, der vermutlich damit zusammenhängt, dass größere Vertreter dieser Gruppe vermehrt vormagen-fermentierende Pflanzenfresser in ihr Beutespektrum mit aufnehmen. Die marinen Säuger umfassen eine überraschend große Bandbreite. Die meisten von ihnen weisen allerdings höhere PUFA-Anteile als Landraubtiere vergleichbarer Körpergröße, was am hohen Anteil von PUFA in der marinen Nahrungskette liegt.

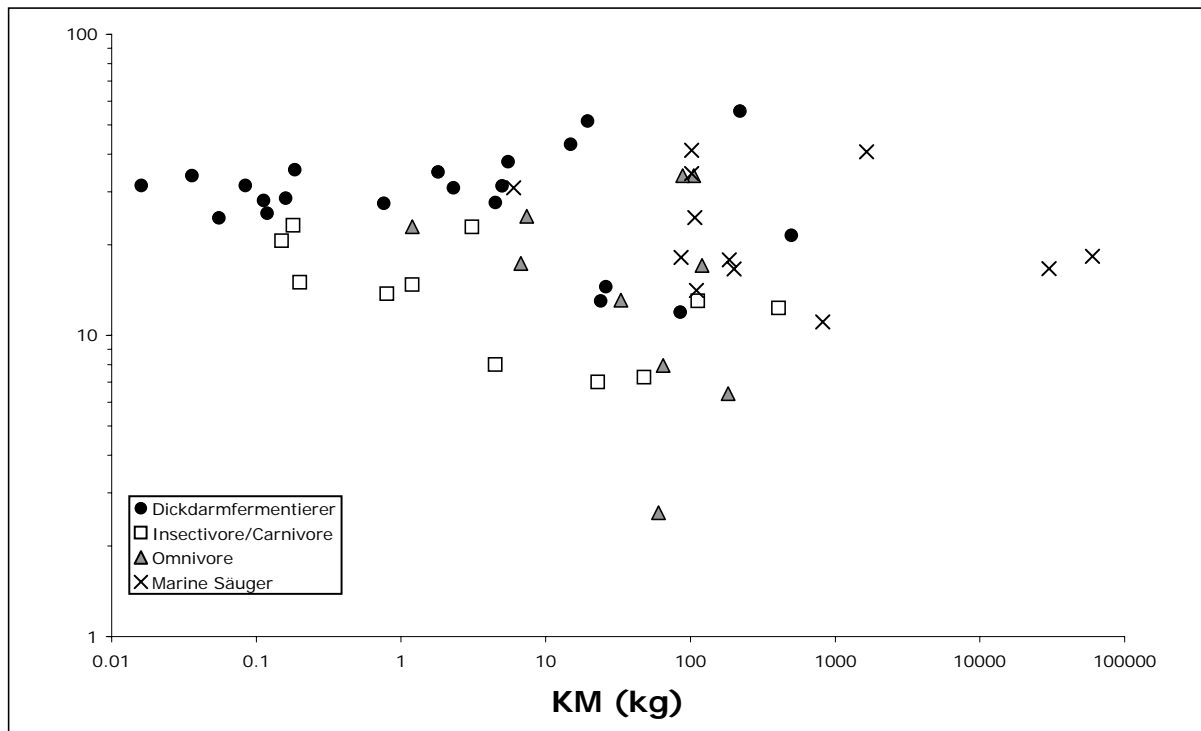


Abbildung 1: PUFA-Anteile (in % aller FS) im Fettgewebe von Säugetieren unterschiedlichen Ernährungstyps. Die Pflanzenfresser sind nur durch die monogastrischen Dickdarmfermentierer vertreten. (Quellennachweis im Appendix)

8.3 Einfluss der Verdauungsphysiologie

8.3.1 Bakterielle Fermentation

Wie in Abschnitt 4.2.2.1 dargestellt, haben Morphologie und Physiologie des Verdauungstraktes einen Einfluss auf die FS-Zusammensetzung des Körpers, weil sie die FS-Zusammensetzung des absorbierten Fettes bestimmen. Bei Wiederkäuern, wo die bakterielle Fermentation vor dem Ort der Fett-Absorption stattfindet, werden die Doppelbindungen der ungesättigten FS im Vormagen hydrogeniert, so dass im Dünndarm – dem Ort der Absorption – nur noch hauptsächlich gesättigte FS ankommen (GARTON 1960). Der Unterschied zwischen Wiederkäuern und Dickdarmfermentierern ist exemplarisch anhand des Pferdes und des Rindes in Tab. 11 dargestellt.

Tabelle 11: Nahrungskette Gras, Pferd (GesamtFS, Fett) + Kuh (GesamtFS). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (GUPTA und HILDITCH, 1951; MANLEY und FORSS, 1979; EICHHORN et al., 1986).

Spezies:	Weidelgras / Klee	Pferd (<i>Equus caballus</i>)	Kuh (<i>Bos taurus</i>)
16:0	14.00	25.90	28.00
18:0	1.00	4.70	14.20
18:1 (n9)	3.00	33.70	44.50
18:2 (n6)	10.00	5.20	1.50
18:3 (n3)	65.00	16.30	0.30
Gesättigte FS:	18.00	35.70	46.00
Einf. Unges. FS:	4.00	38.80	51.70
PUFA's:	75.00	21.50	1.80
Unges./Ges. FS	4.39	1.69	1.16
n3/n6:	6.50	3.13	0.20
Unsaturation Index	2.19	0.98	0.56

Es ist bemerkenswert, dass sich der hohe Anteil an ALA im Pflanzenmaterial weder beim Dickdarmfermentierer Pferd noch beim Rind wieder findet (vgl. 8.1). Allerdings ist beim Pferd der Anteil von ALA im Körperfett deutlich höher als beim Rind. Die Ursachen für diesen Unterschied lassen sich im Vergleich der Zusammensetzung von Pflanze und Pansensymbionten mit dem Körperfett des Rindes veranschaulichen (Tab. 12). Wiederum ist bemerkenswert, dass die Bakterien in ihrem FS-Muster vom Ausgangssubstrat weitgehend unabhängig erscheinen.

Tabelle 12: Nahrungskette Gras, Pansenbakterien (GesamtFS im ganzen Tier), Pansenprotozoen (GesamtFS im ganzen Tier), Kuh (GesamtFS, Fett). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (HARFOOT 1978; MANLEY und FORSS, 1979; EICHHORN et al., 1986)

Spezies:	Weidelgras / Klee	Pansenbakterien gemischt	Pansenprotozoen gemischt	Kuh (<i>Bos taurus</i>)
16:0	14.00	36.20	42.50	28.00
18:0	1.00	32.00	10.60	14.20
18:1 (n9)	3.00	3.90	15.40	44.50
18:2 (n6)	10.00	3.50	17.00	1.50
18:3 (n3)	65.00		1.90	0.30
Gesättigte FS:	18.00	92.00	64.50	46.00
Einf. Unges. FS:	4.00	3.90	15.40	51.70
PUFA's:	75.00	3.50	18.90	1.80
Unges./Ges. FS	4.39	0.08	0.53	1.16
n3:	65.00	0.00	1.90	0.30
n6:	10.00	3.50	17.00	1.50
n3/n6:	6.50	0.00	0.11	0.20
Unsaturation Index	2.19	0.11	0.55	0.56

Während der Einfluss der FS-Zusammensetzung der Nahrung auf die des Körpers unumstritten ist (s. 4.2.1.3), wäre also auch bei anderen Vormagen-Fermentierern mit einer Veränderung des FS-Musters aufgrund der Vormagen-Fermentation zu rechnen. GARTON (1960) demonstrierte diesen Zusammenhang mit einer Datensammlung, in der Pferde und Kaninchen (Dickdarmfermentierer) sowie Wiederkäuer, ein Kamelide, ein Känguruh und ein Flusspferd (Vormagenfermentierer) vertreten waren, wobei der Autor selbst die Flusspferde nicht direkt als Vormagenfermentierer ansprach. An seinem Datensatz wird jedoch deutlich, dass die Dickdarmfermentierer höhere Anteile an LA und ALA in ihrem Depotfett hatten als die Vormagenfermentierer.

Die Auswertung der im Zuge dieser Arbeit gesammelten Daten erfolgte auf der Stufe des PUFA-Anteils, der gemäß den Erwartungen zwischen den verschiedenen Ernährungstypen variieren sollte. Dabei wurden Angaben zur Zusammensetzung des Depotfettes herangezogen, weil die Zusammensetzung des Fettgewebes am unmittelbarsten von der Zusammensetzung des absorbierten Fettes abhängt. Da Fettgewebe nahezu ausschließlich aus Triglyceriden besteht, wurden Angaben zur Zusammensetzung des Gesamtfettes und der Triglycerid-Fraktion gemeinsam ausgewertet.

Der entsprechende Graph (Abb. 2) zeigt die erwarteten Trends: Dickdarmfermentierer haben generell einen höheren Anteil (20-50 %) an PUFA¹ in ihrem Körperfett als Vormagenfermentierer (1-10).²

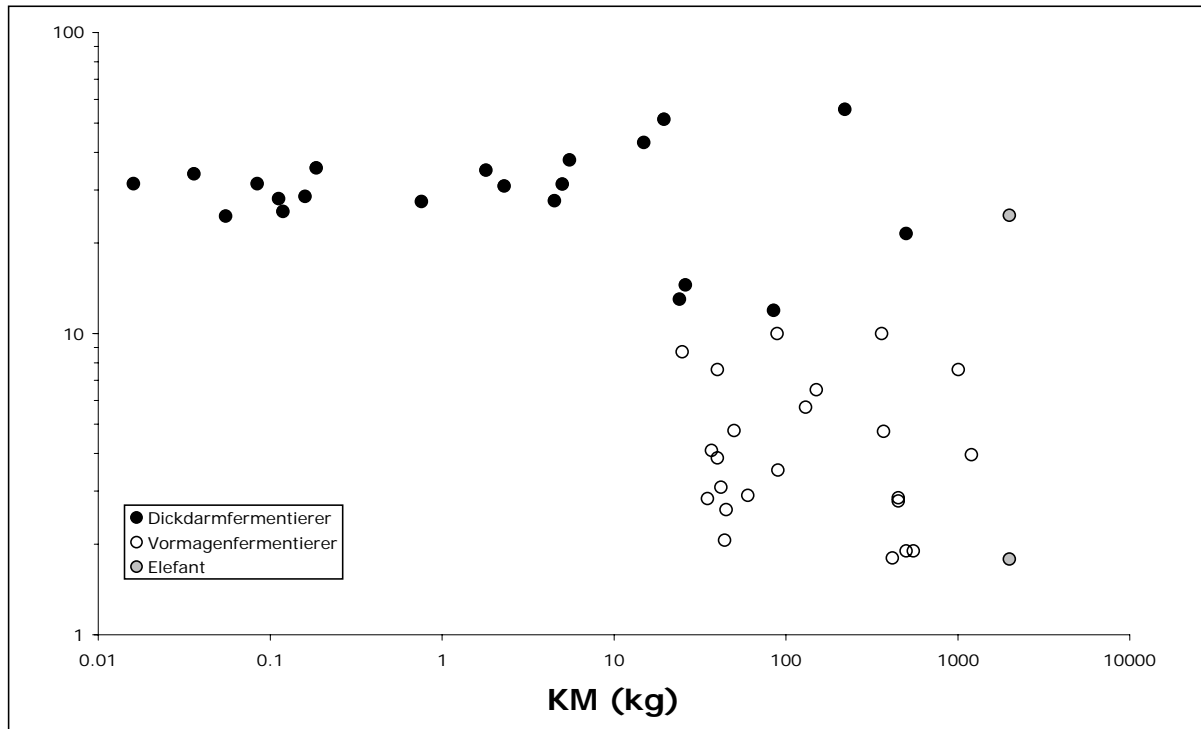


Abbildung 2: PUFA-Anteile (in % aller FS) im Fettgewebe von pflanzenfressenden Säugetieren, aufgeteilt nach monogastrischen Dickdarmfermentierern, Vormagenfermentierern und Elefant. (Quellennachweis im Appendix)

8.3.1.1 Der Elefant – eine Besonderheit?

Besonders auffällig ist die Diskrepanz zweier Angaben für den Afrikanischen Elefanten (vgl. Abb. 2). Während die Angabe zum PUFA-Anteil von MEYER et al. (1998) zum generell bei Dickdarmfermentierern beobachteten Bereich passt, liegt der von DUNCAN und GARTON (1967) berichtete Wert deutlich darunter, im Bereich von sonst nur bei Vormagenfermentierern gemessenen PUFA-Anteilen. DUNCAN und GARTON (1968) fanden ebenfalls bei frei lebenden Elefanten nur sehr geringe Anteile an PUFA – ein eigentlich für einen Dickdarmfermentierer ungewöhnliches Resultat. CLAUSS et al. (2003) verglichen FS-Anteile in verschiedenen Serum-Lipid-Fractionen von frei lebenden und in Menschenobhut gehaltenen Elefanten; in der

¹ ROWELL-SCHAEFER et al. (2001) fanden ähnliche Ergebnisse für weitere Wildequiden (Przewalski-Pferd, Somali-Wildesel, Zwergesel, Damara-Zebra, Hartmann-Zebra), ohne die Daten nach Spezies getrennt darzustellen.

² Der Graph zeigt zugleich eine bekannte Tatsache, nämlich dass Vormagenfermentierer nicht kleiner als ca. 10 kg werden können (DEMMENT und VAN SOEST 1985).

TG-Fraktion war dabei in den verschiedenen Untersuchungen eine noch größere Bandbreite von PUFA-Anteilen offensichtlich. Die bei Afrikanischen Elefanten in freier Wildbahn beobachteten geringen Anteile von PUFA wurden wiederholt mit einem ungünstigen Zustand ihres Habitats in Verbindung gebracht (MCCULLAGH und LEWIS 1967; MCCULLAGH 1969 a,b, 1972, 1975), was MCCULLAGH (1973) zu der Frage veranlasste „*are African elephants deficient in essential fatty acids?*“ Eine Besonderheit von Elefanten ist allerdings auch, dass bei ihnen bereits im Dünndarm bakterielle Fermentationsaktivität nachweisbar ist (ELOFF und VAN HOVEN 1980; VAN HOVEN et al., 1981). Es könnte daher vermutet werden, dass bei Elefanten ein Teil der Nahrungs-FS im Dünndarm einer Hydrogenierung unterzogen wird, bevor sie resorbiert werden. Auf einem vergleichbaren Futter sollten Elefanten daher einen geringeren PUFA-Anteil im Körperfett aufweisen als andere Dickdarmfermentierer. CLAUSS et al. (2003) fanden bei Asiatischen Elefanten im Vergleich zu Afrikanischen Elefanten aus derselben Haltung und auf dem gleichen Futter weniger n3 und weniger PUFAs insgesamt; da Asiatische Elefanten eine längere Passagezeit der Ingesta aufweisen als Afrikanische (HACKENBERGER 1987), erklärten die Autoren ihr Ergebnis damit, dass aufgrund einer längeren Passagezeit mehr Hydrogenierung von PUFAs im Dünndarm bei Asiatischen Elefanten stattgefunden haben könnte. Aufschluss über diese Vermutung könnte u. a. ein Vergleich mit herbivoren Schildkröten bringen, bei denen ebenfalls bei manchen Arten bakterielle Fermentation im Dünndarm nachgewiesen wurde (BJORNDAL und BOLTEN, 1990).

8.3.1.2 Vormagenfermentierer

Ein Vergleich der verfügbaren Daten zu Vormagenfermentierern (Abb. 3) zeigt, dass Altweltkameliden (Kamel und Dromedar), Känguruhs und Flusspferd hinsichtlich des PUFA-Anteiles im Körperfett in einer mit grasfressenden Wiederkäuern vergleichbaren Größenordnung liegen. Dies spricht für eine prinzipiell vergleichbare Vormagenphysiologie hinsichtlich der Hydrogenierung von Doppelbindungen durch die symbiontischen Vormagenbakterien. ROWELL-SCHAEFER et al. (2001) fanden ähnliche Ergebnisse für Neuweltkameliden (Guanaco und Vicugna), ohne die Daten nach Spezies getrennt darzustellen. Das Peccari, ein Schweineverwandter mit einem ausgeprägten Vormagen-Komplex, liegt im oberen Bereich der von den Wiederkäuern abgedeckten Bandbreite. Dies könnte dafür sprechen, dass beim Peccari weniger lange Retentionszeiten der Ingesta im Vormagen erzielt werden. Da

Peccaries in freier Wildbahn nicht rein folivor sind, sondern auch einen gewissen Anteil Früchte in ihre Nahrung mit einbeziehen (ALTRICHTER et al., 2000), könnten sie hinsichtlich der Vormagenphysiologie von den rein folivoren laub- und grasfressenden Wiederkäuern abweichen.

Ein Charakteristikum der bakteriellen Hydrogenierung von Doppelbindungen ist die Entstehung von Trans-FS (4.2.2.1). DUNCAN und GARTON (1968) untersuchten ihr Vorkommen beim Flusspferd und fanden bei Wiederkäuern vergleichbare Anteile. Entsprechende Untersuchungen zu anderen Vormagenfermentierern fehlen. Genauso wenig finden sich Angaben zur FS-Zusammensetzung anderer Vormagenfermentierer – Faultiere, Languren, Kleider- und Nasenaffen sowie Zwergflusspferden – in der Literatur.

Interessanterweise sei noch erwähnt, dass sich auch bei Muscheln Spezies mit und ohne symbiontische Darmbakterien hinsichtlich ihres FS-Musters in der gleichen Weise unterscheiden wie Vormagen- und Dickdarmfermentierer (ZHUKOVA et al. 1992).

MEYER et al. (1998) fanden, dass die laubfressenden Wiederkäuer Reh und Elch einen höheren Anteil an PUFA in ihrem Körperfett aufwiesen als grasfressende Wiederkäuer-Arten. Prinzipiell wird dieser Befund von der vorliegenden Datensammlung (Abb. 3) bestätigt, wobei hier der Grasfresser Hartebeest allerdings höhere PUFA-Anteile aufweist als die Laubfresser Elch, Weißwedel- und Maultierhirsch. Hohe Anteile an PUFA, wie sie Reh und Giraffe aufweisen, werden allerdings von keiner der untersuchten grasfressenden Arten erreicht. ROWELL-SCHAEFER et al. (2001) interpretieren diesen Sachverhalt als möglichen Hinweis dafür, dass bei laubfressenden Wiederkäuern eine raschere Vormagen-Passage der Ingesta abläuft als bei grasfressenden Arten (vgl. CLAUSS und LECHNER-DOLL 2001) und somit mehr PUFA einer bakteriellen Hydrogenierung entgehen können.

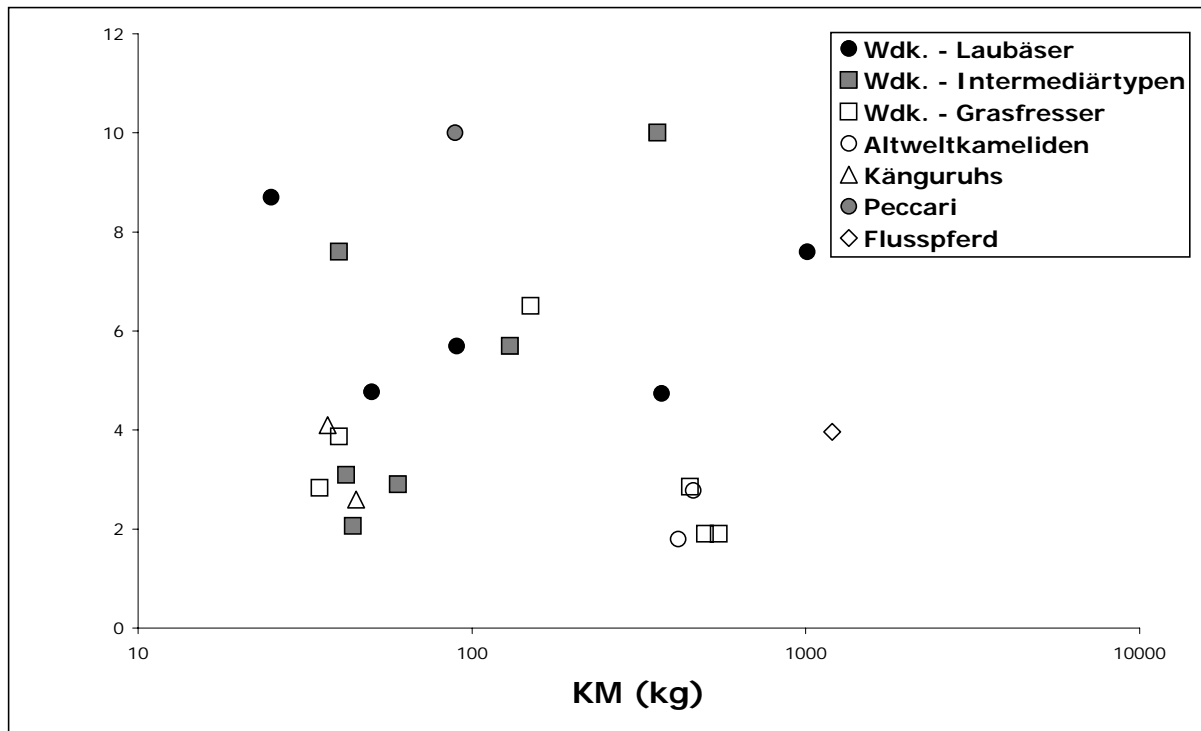


Abbildung 3: PUFA-Anteile (in % aller FS) im Fettgewebe von Säugern mit Vormagen-Fermentation. Die Wiederkäuer (Wdk.) sind nach Äsungstypen getrennt dargestellt. (Quellennachweis im Appendix)

8.3.1.3 *Wale*

Bei einer anderen Tiergruppe, die nicht zu den Pflanzenfressern zählt, kommt ein Vormagensystem mit symbiontischen Darmbakterien vor – bei den Walen. Sowohl Bartenwale (HANSEN und CHEAH, 1969; OLSEN et al., 1994a) als auch Zahnwale (WILLIAMS et al., 1977; GUITART et al., 1999; DAHL et al., 2000) weisen einen mehrkammerigen Magen auf, was auch phylogenetisch als Hinweis auf ihre Verwandtschaft zu den Wiederkäuern bewertet werden kann (LANGER 2001). Die Vormagenbakterien fermentieren bei Bartenwalen nachgewiesenermaßen die Chitinanteile ihrer Beutetiere (Krill), wobei die aus dieser Fermentation freiwerdende Energie einen deutlich geringeren Anteil an der Gesamtaufnahme der Wale ausmacht, als dies bei pflanzenfressenden Vormagenfermentierern der Fall ist (HERWIG et al., 1984; LOCKYER et al., 1984; OLSEN et al., 1994b; OLSEN und MATHIESEN, 1996). Aufgrund dieser bakteriellen Aktivität wäre es nichtsdestotrotz zu erwarten, dass das Körperfett von Bartenwalen einen geringeren Anteil an PUFA enthält als das ihrer Beute, und dass Trans-FS vorkommen. Ein Vergleich der FS-Zusammensetzung eines Bartenwals und seiner Beute (Tab. 13) legt einen solchen Sachverhalt nah.

Tabelle 13: Nahrungskette Krill (Gesamtfett), Finwal (Fettgewebe). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (LOCKYER et al., 1984; HAGEN et al., 2001)

Spezies:	Antarktischer Krill (<i>Euphausia superba</i>)	Finwal (<i>Balaenoptera physalus</i>)
16:0	16.70	8.91
18:0	1.20	1.92
18:1 (n9)	17.60	28.25
18:2 (n6)	2.50	1.85
18:3 (n3)	0.90	0.64
20:1 (n9)	1.30	17.96
22:1		15.69
22:6 (n3)	15.20	2.75
Gesättigte FS:	22.90	17.30
Einf. Unges. FS:	25.10	71.09
PUFA's:	47.90	10.58
Unges./Ges. FS	3.19	4.72
n3:	44.50	3.97
n6:	3.40	6.61
n3/n6:	13.09	0.60
Unsaturation Index	2.67	1.18

Doch auch beim Delfin fällt ein vergleichbarer Zusammenhang auf (Tab. 14). Delfine besitzen als Zahnwale eine kammerartige Erweiterung des Ösophagus, die wie eine Vormagenkammer funktioniert und aus der die aufgenommene Nahrung nur in schon weit andauernder Form abfließen kann; eine Drüsenschleimhaut fehlt in diesem Bereich, und so wird von einem Reflux von Magenflüssigkeit ausgegangen (GASKIN 1978). Ob in diesen Vormägen bei Zahnwalen bakterielle Abbauprozesse stattfinden, wurde bislang nicht untersucht.

Tabelle 14: Nahrungskette Hering (GesamtFS im ganzen Tier), Delfin (GesamtFS, Fett). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (WILLIAMS et al., 1977; LINKO et al., 1985)

Spezies:	Baltischer Hering (<i>Clupea harengus</i>)	Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)
16:0	22.20	10.10
18:1 (n9)	20.90	23.10
18:2 (n6)	6.00	1.80
18:3 (n3)	3.50	1.00
20:1 (n9)	0.20	13.80
20:5 (n3)	9.70	2.20
22:6 (n3)	12.00	9.30
Gesättigte FS:	32.00	20.20
Einf. Unges. FS:	22.80	59.60
PUFA's:	35.50	16.60
Unges./Ges. FS	1.82	3.77
n3:	28.10	14.00
n6:	7.40	2.60
n3/n6:	3.80	5.38
Unsaturation Index	1.82	1.44

8.3.1.4 Milch

Unterschiede in der FS-Zusammensetzung des Depotfettes werden sich auch in der jeweiligen Zusammensetzung des Milchfettes widerspiegeln. Dies wurde von GARTON (1960) für Pferde und Wiederkäuer demonstriert. Wie aufgrund der Zusammensetzung des Körperfettes zu vermuten, enthält auch die Milch von Elefanten hohe Anteile kurzkettiger, gesättigter FSn (MCCULLAGH und WIDDOWSON, 1970; PETERS et al., 1972). Der zu erwartende Unterschied im PUFA-Anteil in der Milch von laub- und grasfressenden Wiederkäuern wird in Tab. 15 exemplarisch an Elch und Rind demonstriert. Weitere Untersuchungen hierzu fehlen allerdings.

Tabelle 15: Anteil ausgewählter FS in Elchmilch und Kuhmilch (Angaben in Gewichtsprozent) (GLASS et al., 1967; ROBBINS et al., 1993)

	Elch (<i>Alces alces</i>)	Hausrind (<i>Bos taurus</i>)
16:0	28.40	26.30
18:0	4.50	14.60
18:1	21.20	29.80
18:2n6	20.20	2.40
18:3n3	3.70	0.80

8.4 Einfluss der Körpergröße

Wie in der Literaturübersicht dargestellt (s. 4.2.2.3), wies die Arbeitsgruppe von Hulbert nach, dass der Anteil an DHA in den Phospholipiden von Skelettmuskel mit steigender Körpergröße abnimmt (z. B. HULBERT et al., 2002a,b). Dies wurde von den Autoren dahingehend interpretiert, dass der Anteil an DHA in den Zellmembranen ein Maß für die metabolische Aktivität ist, die bei größeren Tieren verringert ist. Im Gegensatz dazu zeigt sich im DHA-Anteil des Gehirns kein Unterschied hinsichtlich des DHA-Anteils unter den FS. Interessanterweise wurde eine ähnliche Beobachtung schon 1976 von CRAWFORD et al. gemacht, die fanden, dass einerseits die FS-Zusammensetzung des Gehirns zwischen Säugetierarten unterschiedlichen Ernährungs- und Verdauungstyps sehr einheitlich war, dass aber andererseits bei Tieren mit größerem Körpergewicht die besonders ungesättigten FS in Leber-Phospholipiden (EPG) weniger vertreten waren.

Werden die Daten von CRAWFORD et al. (1976), ergänzt um Angaben zum FS-Muster im Leber-EPG von Gepard (DAVIDSON et al., 1986, BAUER 1997),

Mönchsrobbe (HENDERSON et al., 1994) und Spitzmaus (KÄKELÄ und HYVÄRINEN, 1995), entsprechend dargestellt, ergibt sich dasselbe Bild wie in den Arbeiten von der Arbeitsgruppe von Hulbert (Abb. 4). Die potentielle Regression ergibt sogar einen Exponenten von -0.25 – wie aufgrund des interspezifischen Energieumsatzes um den Exponenten 0.75 zu erwarten.

Aufgrund der Datensammlung der vorliegenden Arbeit zu Muskellipiden (Angaben zu Gesamtlipiden und Phospholipiden kombiniert) scheint sich der von HULBERT et al. (2002a,b) demonstrierte Trend ebenfalls zu bestätigen (Abb. 5). Auch die vorhandenen Angaben zu Vögeln und Reptilien (nur Angaben zu DHA) liegen im Trend.

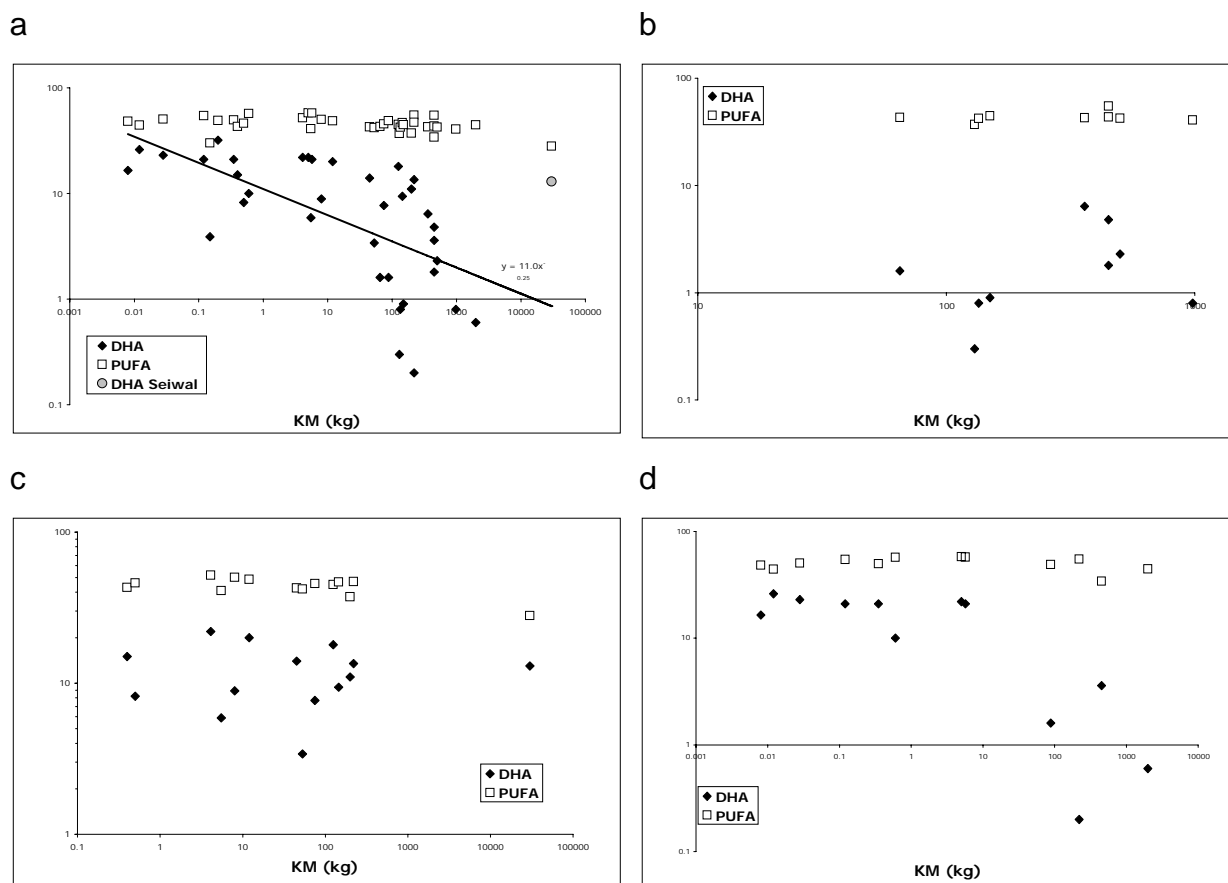
Bevor allerdings die Schlussfolgerungen von Hulbert uneingeschränkt bestätigt werden können, ist ein Wort der Vorsicht angesagt. Die Datensätze, auf denen nicht nur HULBERT et al. (2002a), sondern auch die Abb. 4 und 5 basieren, beinhalten unter den größeren Tieren nahezu ausschließlich eine Vielzahl von Wiederkäuern. Aufgrund der Verdauungsphysiologie ist, wie unter 4.2.2.1 ausgeführt, bei Wiederkäuern generell von einem geringeren Anteil an PUFA in Körperlipiden (mit Ausnahme des Gehirns) zu rechnen. Werden die Wiederkäuer von der Auswertung der Leber-Daten ausgeschlossen, ergibt sich eine deutlich geringere Steigung (Abb 4). Bei der Auswertung der Muskel-Daten weisen die Vormagenfermentierer die geringsten DHA-Anteile auf, liegen aber im allgemeinen Trend (Abb. 5)

Inwiefern der von Hulbert beobachtete Trend vom Ernährungstyp unabhängig ist, wäre durch gezielte weitere Untersuchungen von Muskel- oder Lebergewebe ausgesuchter anderer Tierarten zu bestätigen. Insbesondere sollten Muskel von monogastrischen Megaherbivoren wie Nashörnern und Elefanten untersucht werden, sowie von Walen.

Interessanterweise weist der eine Wal, für den aus der Literatur ein Wert für Leber EPG verfügbar war, einen deutlich vom Trend abweichenden, hohen DHA-Wert auf (Abb. 4, offenes Symbol), und auch bei den Muskellipiden weicht der eine Wal deutlich von dem abfallenden Trend ab (Abb. 5). Diese beiden Datenpunkte stehen dabei nicht im Gegensatz zu GUDBJARNASON et al. (1978). Diese Autoren beschrieben den DHA-Anteil im Herzmuskel eines Finnwals, ohne Angaben zur Herkunft der Probe zu machen. Es zeigte sich eine lineare Abnahme des DHA-Anteils mit der Herzfrequenz von Maus über Ratte, Kaninchen, Mensch bis hin zum Wal. Auch in der vorliegenden Datensammlung zu Muskellipiden lässt sich eine

stetige Abnahme des DHA-Anteils mit dem Körpergewicht postulieren, wenn nur Nager und der Wal betrachtet werden. Die zum Teil deutlich tiefer liegenden Werte für andere Tiere – nicht nur Vormagenfermentierer – stören jedoch das einheitliche Bild.

Um einen Einfluss der Phylogenie auf die Ergebnisse auszuschließen, müsste eine phylogenetisch kontrollierte statistische Untersuchung durchgeführt werden, die allerdings die Möglichkeiten der vorliegenden Dissertationsschrift übersteigt.



Abbildungen 4 a-d: DHA – und PUFA-Anteile in EPG des Lebergewebe (in % aller FS) von (a) Säugetieren generell (Seiwal von der Regressionsgeraden ausgenommen); (b) nur Wiederkäuern; (c) Carni- und Omnivoren (incl. marine Säuger und Seiwal); (d) dickdarmfermentierenden Pflanzenfressern. Der in (a) festzustellende Trend lässt sich in den Untergruppen (b) und (c) nicht nachweisen. In (d) entsteht der Trend durch den Vergleich zweier phylogenetisch unterschiedlicher Tiergruppen (Nager und Einhufer). (Quellennachweis im Appendix)

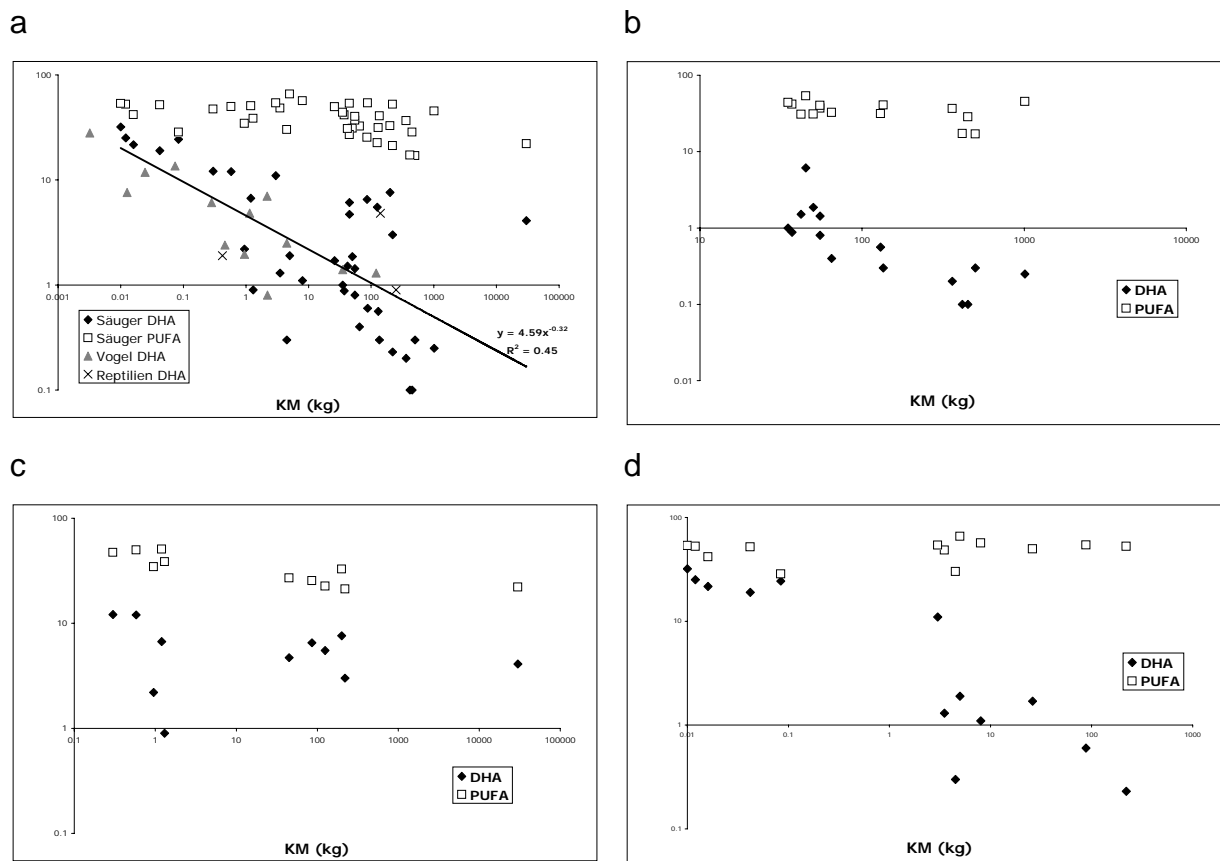


Abbildung 5 a-d: DHA- und PUFA-Anteile im Muskelgewebe (Gesamtlipide bzw. Phospholipide) (in % aller FS) von (a) Säuger, Vögel und Reptilien; Regressionslinie nur für Säuger (b) Säuger: Vormagen-Fermentierer; (c) Säuger: Carni- und Omnivore (incl. marine Säuger und Seiwal); (d) Säuger: dickdarmfermentierende Pflanzenfresser. Der in (a) festzustellende Trend kann auch in den Gruppen (b) und (d), nicht aber in (c) nachvollzogen werden. (Quellennachweis im Appendix)

Interessanterweise ergibt sich bei der Betrachtung der Muskellipide von Fischen kein entsprechender Abfall des DHA-Anteiles mit der Körpergröße (Abb.6). Prinzipielle Unterschiede hinsichtlich des Anteiles an PUFA zwischen Fischen und Säugetieren hatten bereits WILLIAMS et al. (1977) hingewiesen beim Vergleich von Hering und Delphin. Dies könnte als Hinweis darauf interpretiert werden, dass gleichwarme Tiere – im Gegensatz zu Wechselwarmen – sich einen zu hohen Anteil an PUFA in den Strukturlipiden nicht leisten können; die Gründe hierfür sind vermutlich im Sinne der Arbeiten von HULBERT (s.o.) in der Anfälligkeit für oxidative Prozesse im Zusammenhang mit dem erhöhten Stoffwechsel zu suchen. Die Tatsache, dass Reptilien, die ebenso wie die Fische wechselwarm sind, eher im Bereich der für Säuger und Vögel als der für Fische verfügbaren Daten liegen (Abb. 4 und 5) spricht

allerdings dafür, dass auch noch andere, bislang ungeklärte Mechanismen für den Anteil von DHA in Muskellipiden verantwortlich sein müssen.

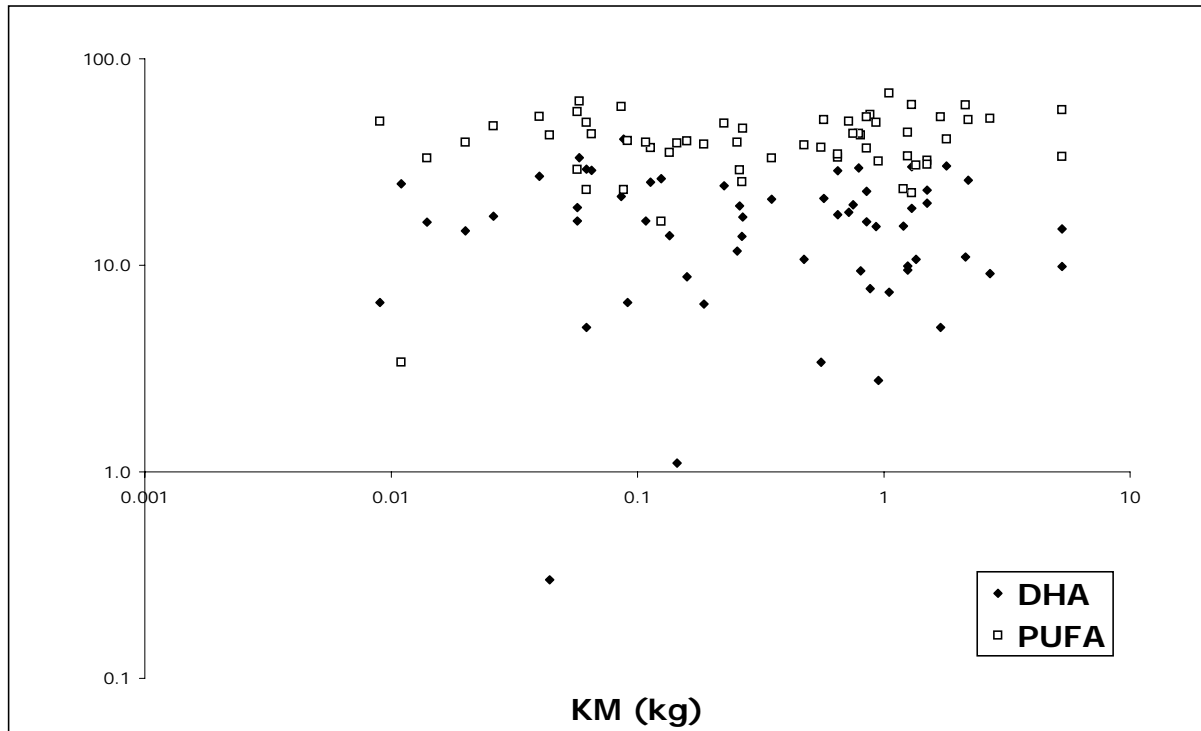


Abbildung 6: DHA- und PUFA-Anteile in Muskellipiden (Gesamtlipide) (in % aller FS) von Fischen. (Quellennachweis im Appendix)

8.5 Desaturase-Index

Ausgehend von den Überlegungen zum Zusammenhang zwischen Körpermasse und DHA-Anteil würde man bei Säugern mit zunehmender Körpermasse eine Abnahme der Desaturierung und Elongation von n3-FS erwarten. Um diese Annahme zu testen, wurden von allen Säugern, wo entsprechende Angaben vorhanden waren, die drei Desaturase-Indices (vgl. Methoden 4.2.1.2 und 6) verglichen. Prinzipiell fällt dabei auf, dass die natürliche Nahrung auf diese Indices einen entscheidenden Einfluss hat. Fleisch- und Fischfresser, die mit der Nahrung bereits FS aufnehmen, die im Zähler des Bruchs stehen, mit dem der Index berechnet wird, haben meist höhere Werte für diese Indices als Pflanzenfresser, die vor allem solche FS mit der Nahrung aufnehmen, die im Nenner des entsprechenden Bruches stehen (Tab. 16). Diese Beobachtung bedeutet auch, dass Vergleiche hinsichtlich einer Desaturase-Aktivität aufgrund derartiger Indices nur innerhalb von Tiergruppen angestellt werden dürfen, die ein standardisiertes Futter erhalten. Ein Vergleich derartiger Indices zwischen Herbivoren und Carnivoren, wie von BAUER et al. (2000) zwischen Spitzmaulnashorn und Hund/Katze angestellt, ist nicht aussagekräftig.

Tabelle 16: Desaturase-Indices (Bereiche) von pflanzenfressenden und nicht-pflanzenfressenden Säugern. (Quellennachweis im Appendix siehe Abb. 7)

Desaturase-Index	Gewebe	Pflanzenfresser		Nicht-Pflanzenfresser	
		n	Bereich	n	Bereich
I	Muskel-Gesamtlipide	28	0.03-1.84	6	0.23-6.28
	Leber-PL	12	0.13-2.74	5	0.85-32.18
II	Muskel-Gesamtlipide	21	0.09-34.19	6	0.60-52.87
	Leber-PL	10	0.16-55.00	3	1.37-26.55
III	Muskel-Gesamtlipide	28	0.08-2.56	6	0.29-12.20
	Leber-PL	12	0.13-3.62	5	0.93-43.29

Im Vergleich mit der Körpermasse können die verfügbaren Angaben bei Pflanzenfressern in den Muskel-Gesamt- sowie in den Leber-Phospholipiden das Bild bestätigen, was man aufgrund der Überlegungen des vorigen Kapitels erwarten würde (Abb. 7). Es zeigt sich, dass der Desaturase-Index 3 generell einheitlich ist; ebenso scheint der Desaturase-Index 1 keinem speziellen Trend unterworfen. Der Desaturase-Index 2 hingegen, der nur das Verhältnis von End- und

Ausgangsprodukten der n3-Reihe beschreibt, nimmt mit steigender Körpermasse scheinbar ab. Allerdings gilt auch hier das im vorigen Kapitel gesagte, nämlich dass nur eine phylogenetisch kontrollierte Analyse ausschließen könnte, dass der beobachtete Trend ein Effekt der Tatsache ist, dass die Angaben zu großen Tieren vor allem von Wiederkäuern stammen. Diese Überlegungen weisen zusätzlich darauf hin, dass man Desaturase-Indices zwischen verschiedenen Spezies nur bedingt vergleichen kann, ohne die Körpermasse zu berücksichtigen.

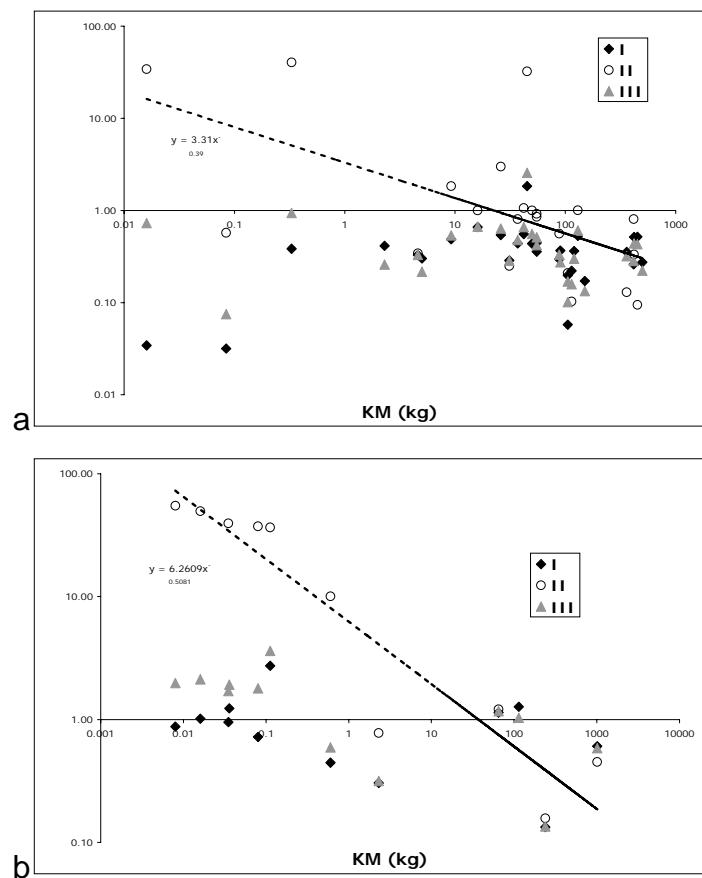


Abbildung 7 a,b: Desaturase-Indices (I: n6-FS; II: n3-FS; III: n6 und n3-FS) von Säugern unterschiedlicher Körpermasse, errechnet aufgrund von Angaben zu (a) Muskel-Gesamtlipiden, (b) Leber-Phospholipiden. Die Regressionslinien beziehen sich auf den Index II. (Quellennachweis im Appendix)

8.6 Vergleich Gefangenschaft – freie Wildbahn

Diese Fragestellung wurde auf verschiedene Weisen bearbeitet: (1) es wurden die Publikationen zusammengestellt, die direkt bei einer Tierart einen Unterschied demonstrierten; (2) es wurden vergleichbare Angaben hinsichtlich des untersuchten Gewebes und der Lipidfraktion auf Spezies-Ebene aus verschiedenen Publikationen einander gegenübergestellt.

8.6.1 Direkt in Publikationen demonstrierte Unterschiede

33 Publikationen zu insgesamt 8 Fisch-, 4 Reptilien-, 7 Vogel- und 14 Säugetierarten wurden gefunden, die einen Vergleich der FS-Zusammensetzung von frei- und in Gefangenschaft lebenden Individuen anstellten (Tab. 17a-d). Der gemeinsame Nenner dieser Publikationen ist ein generell niedrigerer Anteil an PUFA und n3-FS und eine Erhöhung des n6/n3-Verhältnisses in Gefangenschaft. Dabei kann der Anteil an n6-FS entweder ebenfalls sinken (jedoch nicht so drastisch wie der der n3-FS) oder aber ansteigen. Ein Vergleich von Tieren unterschiedlichen Ernährungstyps, z. B. zwischen Falke und Rebhuhn (SURAI et al., 2001), legt dabei die Vermutung nahe, dass der Unterschied bei fleischfressenden Arten evtl. weniger deutlich ausgeprägt sein könnte als bei Pflanzenfressern. Generell gilt für diese Zusammenstellung, dass die Unterschiede in den untersuchten Gewebe- und Lipidfraktionen einen genauen Vergleich zwischen den Tierarten schwierig machen, und dass man sich auf die Konstatierung eines allgemeinen Trends beschränken sollte.

Tabelle 17 a-d: Unterschiede im FS-Muster zwischen verschiedenen Lipidfraktionen frei lebender und in Gefangenschaft gehaltener Tiere. Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit

17a: Fische

Spezies	Lipidfraktion	Einheit	Freiland	Zoo/ Haustier	Quelle
Fische					
<i>Anguilliformes</i>					
Aal	Muskellipide	n3/n6	5	2	VAN VLIET und KATAN (1990)
<i>Perciformes</i>					
Barsch Larven	Gesamtlipide	DHA	16.3	5.5	CORNEILLIE et al. (1990)
Delfinfisch	Muskellipide	n6 %	4.6	3.9	OSTROWSKY et al (1988)
	Leberlipide	UI	1.9	1.8	
Umberfisch	Muskellipide	n3 %	20	14	JAHNCKE et al. (1988)
		n6 %	4	21	
		n3/n6	4.6	0.6	
<i>Pleuronectiformes</i>					
Steinbutt	Muskellipide	n3/n6	8.9	4.4	SEROT et al. (1998)

Spezies	Lipidfraktion	Einheit	Freiland	Zoo/ Haustier	Quelle
<i>Salmoniformes</i> Forelle	Muskellipide	n3/n6	7	2	VAN VLIET und KATAN (1990)
Lachs	Gesamtkörperfett	n6 % n3 %	16 27	10 16	ACKMAN und TAKEUCHI (1986)
	Muskellipide	n3/n6	11	6	VAN VLIET und KATAN (1990)
	Muskellipide	n3 n6	7 28	41 11	BOLGOVA und SHCHUROV (1987)
<i>Siluriformes</i> Wels	Schwanzmuskel	n3/n6	4.8	0.6	CHANMUGAM et al. (1986)

17b: Reptilien

Spezies	Lipidfraktion	Einheit	Freiland	Zoo/ Haustier	Quelle
Reptilien					
<i>Echsen</i> Brückenechse	Plasma- Phospholipide	n3 %	7-17	5-6	CARTLAND-SHAW et al. (1998)
<i>Krokodile</i> Alligator	Embryonenleber- Phospholipide	DHA %	13.8	8.1	SPEAKE et al. (1994)
	Eigelb-Triglyceride	LA % DHA %	6.0 0.7	15.5 0.2	NOBLE et al. (1993)
Krokodil	Plasmalipide	n3/n6	0.50	0.04-0.10	MORPURGO et al. (1993)
<i>Schildkröten</i> Gr. Meeresschildkröte	Fettgewebe	n6 % PUFA % UI	2.8 8.7 0.8	1.8 21.0 1.4	JOSEPH et al (1985)

17c: Vögel

Spezies	Lipidfraktion	Einheit	Freiland	Zoo/ Haustier	Quelle
Vögel					
<i>Anseriformes</i> Gans	Eigelb-Phospholipide	LA % ALA %	6.1 1.1	6.5 0.1	SPEAKE et al. (1999)
<i>Falconiformes</i> Falke	Eigelb-Phospholipide	n6/n3	3.6	8.3	SURAI et al. (2001)
<i>Galliformes</i> Fasan	Eigelb-Phospholipide	LA % ALA %	10.3 4.6	18.5 0.4	SPEAKE et al. (1999)
Rotfußbrehuhn	Eigelb-Phospholipide	n6/n3	2.8	14.2	SURAI et al. (2001)
<i>Passeriformes</i> Birkenzeisig	Fettgewebe	LA % ALA %	48 2.2	26-30 0-1.1	WEST und MENG (1968)
Dachsammer	Tier total	n3 % n6 % PUFA UI	1.6 37 39 1.1	1.3 13 14 0.8	MORTON und LIEBMAN (1974)
<i>Struthioniformes</i> Strauss	Eigelb-Phospholipide	LA % ALA %	19.7 4.1	13.4 0.9	NOBLE et al. (1994)

17d: Säugetiere					
Spezies	Lipidfraktion	Einheit	Freiland	Zoo/ Haustier	Quelle
Säugetiere					
<i>Fleischfresser</i>					
Gepard	Leber EPG	LA % ALA % DHA %	15-16 2.1-2.5 3.1-3.4	20 0 1.5	DAVIDSON et al. (1986)
<i>Nagetiere</i>					
<i>Cricetidae</i>					
Lemming	Fettgewebe	LA % ALA %	16-33 4-34	25-31 2-3	WEST und COADY (1974)
<i>Sciuridae</i>					
Gelbbäuchiges Murmeltier	Fettgewebe	LA % ALA %	12 26	43 0	FLORANT et al. (1990)
Waldmurmeltier	Fettgewebe	LA % ALA %	11 17	16 4	DAVIS und MCCARTHY (1965)
<i>Rüsseltiere</i>					
Afrikanischer Elefant	Leber	n3 %	4.3	0.3	CRAWFORD et al. (1991)
	Serum Triglyceride	PUFA %	3.4-11.1	3.3	CLAUSS et al. (2003)
Indischer Elefant	Serum Triglyceride	PUFA %	40.0	4.3	CLAUSS et al. (2003)
<i>Schweineverwandte</i>					
Warzenschwein/Haus- schwein	Muskellipide	PUFA/(MU FA+ SFA)	27/63	8/92	CRAWFORD (1968)
<i>Wiederkäuer</i>					
<i>Bovidae</i>					
Büffel/Hausrind	Muskel	PUFA/ (MU+SFA)	22/78	2/98	CRAWFORD (1968)
Elenantilope	Leber	n3 %	3.3-4.0	0.1-0.3	CRAWFORD et al. (1991)
Kaffernbüffel	Leber	n3 %	5.0	0.1-0.5	CRAWFORD et al. (1991)
<i>Oryx</i>					
<i>Cervidae</i>					
Rotwild	Leber	n3 %	3.1	0.2	CRAWFORD et al. (1991)
	Muskel	n3 % n6 % PUFA % UI	25 30 56 1.7	18 25 42 1.3	MANLEY und FORSS (1979)
<i>Giraffidae</i>					
Giraffe	Muskel	PUFA/ (MU+SFA)	39/61	4/96	CRAWFORD (1968)
	Muskel	LA % ALA %	28 3.4	5 0.3	CRAWFORD und WOODFORD (1971)
	Leber Cholin- Phospholipide	n3/n6 n3 %	0.22 8.6	0.09 2.0	CRAWFORD et al. (1991)

8.6.2 Unterschiede auf Speziesebene

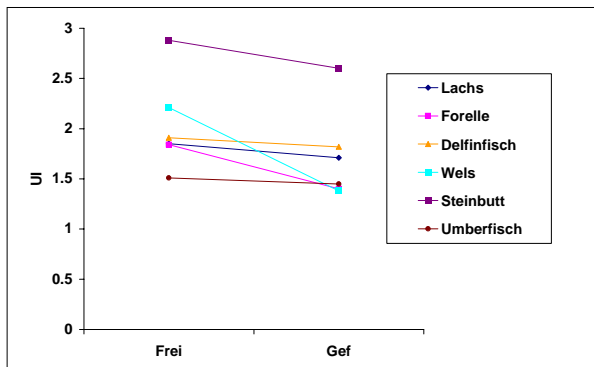
Aus dem Vergleich von über 250 Publikationen konnten nur 6 Säugetierspezies (Kegelrobbe, Eisbär, Blaufuchs, Rotwild, Kaninchen, Schimpanse) gefunden werden, bei denen sich Werte aus in Freiheit lebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Spezies unterschiedlicher Autoren vergleichen ließen. Es fällt also auf, dass trotz der großen Menge an gesammeltem Material sich nur sehr wenig speziesspezifische Vergleiche anstellen lassen.

Im Vergleich wurden die Parameter UI, PUFA %, n6 %, n3 %, und das n3/n6-Verhältnis betrachtet. Die jeweilige Anzahl von Arten geht dabei aus den Legenden der Abb. 8-12 hervor. Die Vergleiche wurden getrennt dargestellt für Fische, Reptilien, Vögel, carni- und omnivore Säuger sowie herbivore Säuger. Auch für diese Vergleiche gilt generell, dass die Unterschiede in den untersuchten Gewebe- und Lipidfraktionen einen genauen Vergleich zwischen den Tierarten schwierig machen, und dass man sich auf die Konstatierung eines allgemeinen Trends beschränken sollte.

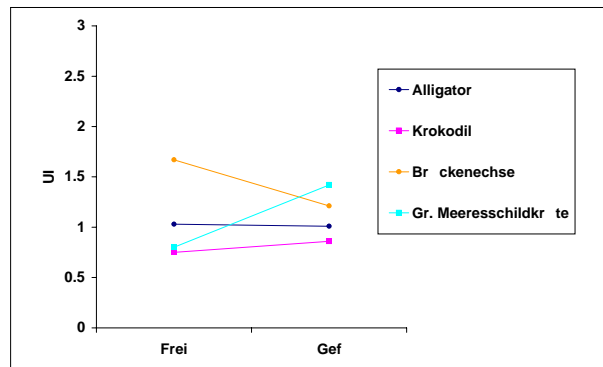
8.6.2.1 Unsaturation Index

Bei den Reptilien und den carni-/omnivoren Säugern lässt sich kein Trend erkennen. Der UI erscheint hier bei frei- und in Gefangenschaft lebenden Tieren ähnlich. Im Gegensatz dazu ist bei den Vögeln, Fischen sowie bei den herbivoren Säugern ausnahmslos ein geringerer UI in Gefangenschaft abzulesen (vgl. Abb. 8).

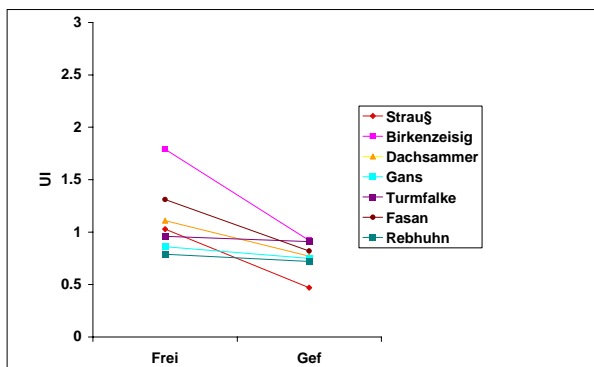
a



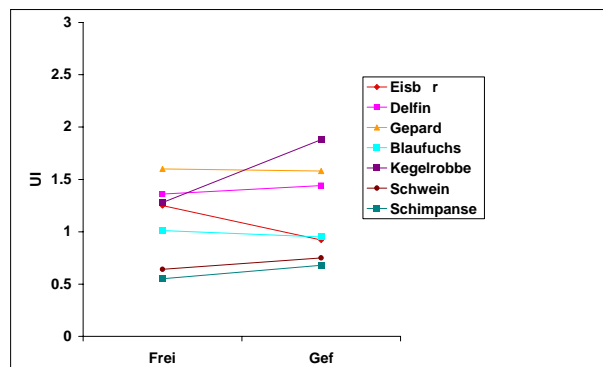
b



c



d



e

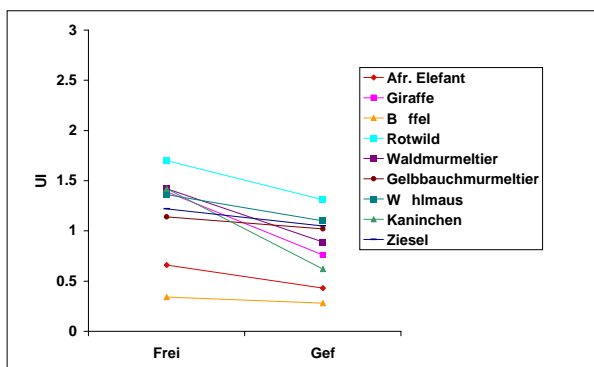


Abbildung 8 a-e: Vergleich des Unsaturated Index in verschiedenen Körpergeweben von (a) Fischen, (b) Reptilien, (c) Vögeln, (d) carni- und omnivoren Säugern, (e) herbivoren Säugern aus freier Wildbahn und aus Gefangenschaft. Für den innerartlichen Vergleich wurden nur Angaben für das gleiche Körpergewebe und die gleiche Lipidfraktion herangezogen. (Quellennachweis im Appendix)

8.6.2.2 PUFA

Der beim UI offensichtliche Trend ist bei den PUFA noch deutlicher: Bei Reptilien und den carni-/omnivoren Säugern scheinen in Gefangenschaft oft höhere Anteile an PUFA vorzukommen. Dieses im Vergleich zum UI deutlichere Bild bedeutet, dass dies im Einzelfall mit einer Verringerung des MUFA-Anteiles einhergehen muss. Bei Vögeln und herbivoren Säugern zeigt sich wiederum ein deutlich geringerer PUFA-Anteil in Gefangenschaft, wogegen bei den Fischen ist kein eindeutiger Trend erkennbar ist (vgl. Abb. 9).

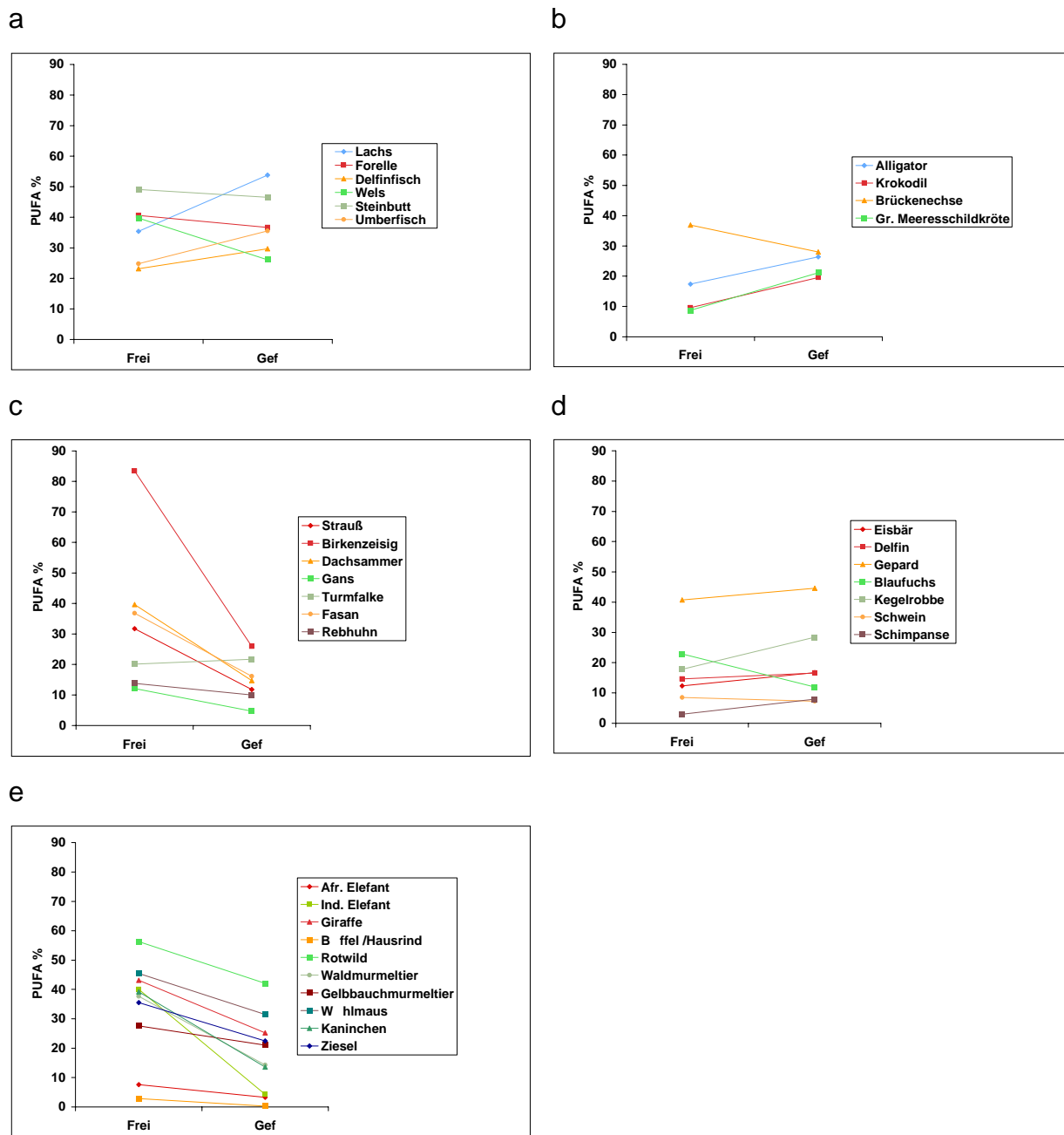


Abbildung 9 a-e: Vergleich der PUFA-Anteile (in % aller FS) in verschiedenen Geweben von (a) Fischen, (b) Reptilien, (c) Vögeln, (d) carni- und omnivoren Säugern, (e) herbivoren Säugern aus freier Wildbahn und aus Gefangenschaft. Für den innerartlichen Vergleich wurden nur Angaben für das gleiche Körpergewebe und die gleiche Lipidfraktion herangezogen. (Quellennachweis im Appendix)

8.6.2.3 N6-Fettsäuren

Hinsichtlich der n6-FS zeigt sich ein uneinheitliches Bild. In allen getrennt dargestellten Tiergruppen gibt es Arten, bei denen in Gefangenschaft höhere oder niedrigere Anteile als in freier Wildbahn gefunden wurden. Dies betrifft auch die Vögel, Fische und die herbivoren Säuger (vgl. Abb. 10)

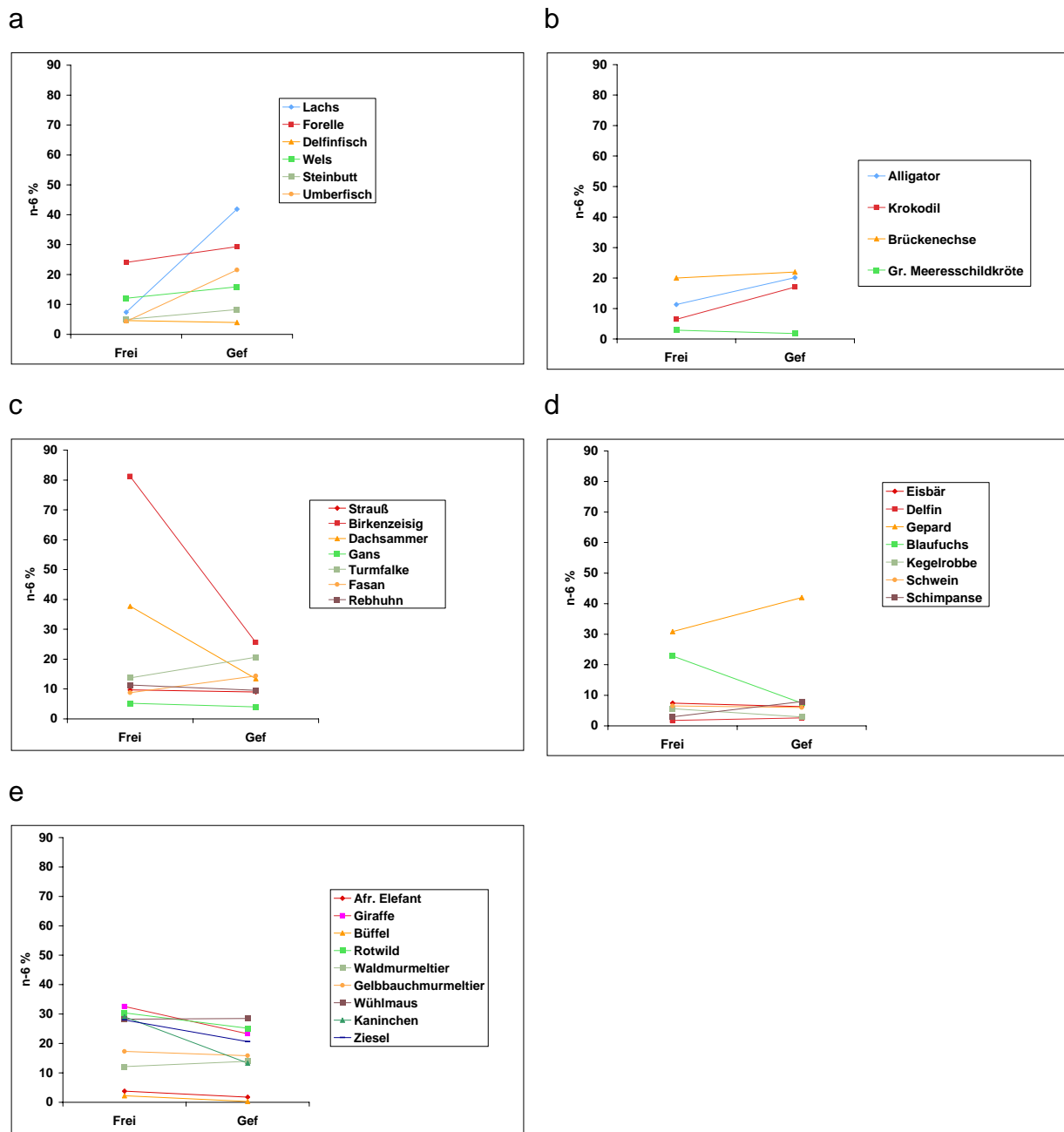


Abbildung 10 a-e: Vergleich der n6-FS Anteile (in % aller FS) in verschiedenen Geweben von a) Fischen, (b) Reptilien, (c) Vögeln, (d) carni- und omnivoren Säugern, (e) herbivoren Säugern aus freier Wildbahn und aus Gefangenschaft. Für den innerartlichen Vergleich wurden nur Angaben für das gleiche Körpergewebe und die gleiche Lipidfraktion herangezogen. (Quellennachweis im Appendix)

8.6.2.4 N3-Fettsäuren

Bei den n3-FS zeigt sich bei den beiden Reptilien, bei den Vögeln, bei den Fischen und den herbivoren Säugern ein deutlicher Trend zu geringeren Anteilen in Gefangenschaft. Nur bei Eisbär und Delfin wurden bei den in Gefangenschaft lebenden Tieren in den jeweiligen Organ- und Lipidfraktionen höhere n3-Anteile gemessen.

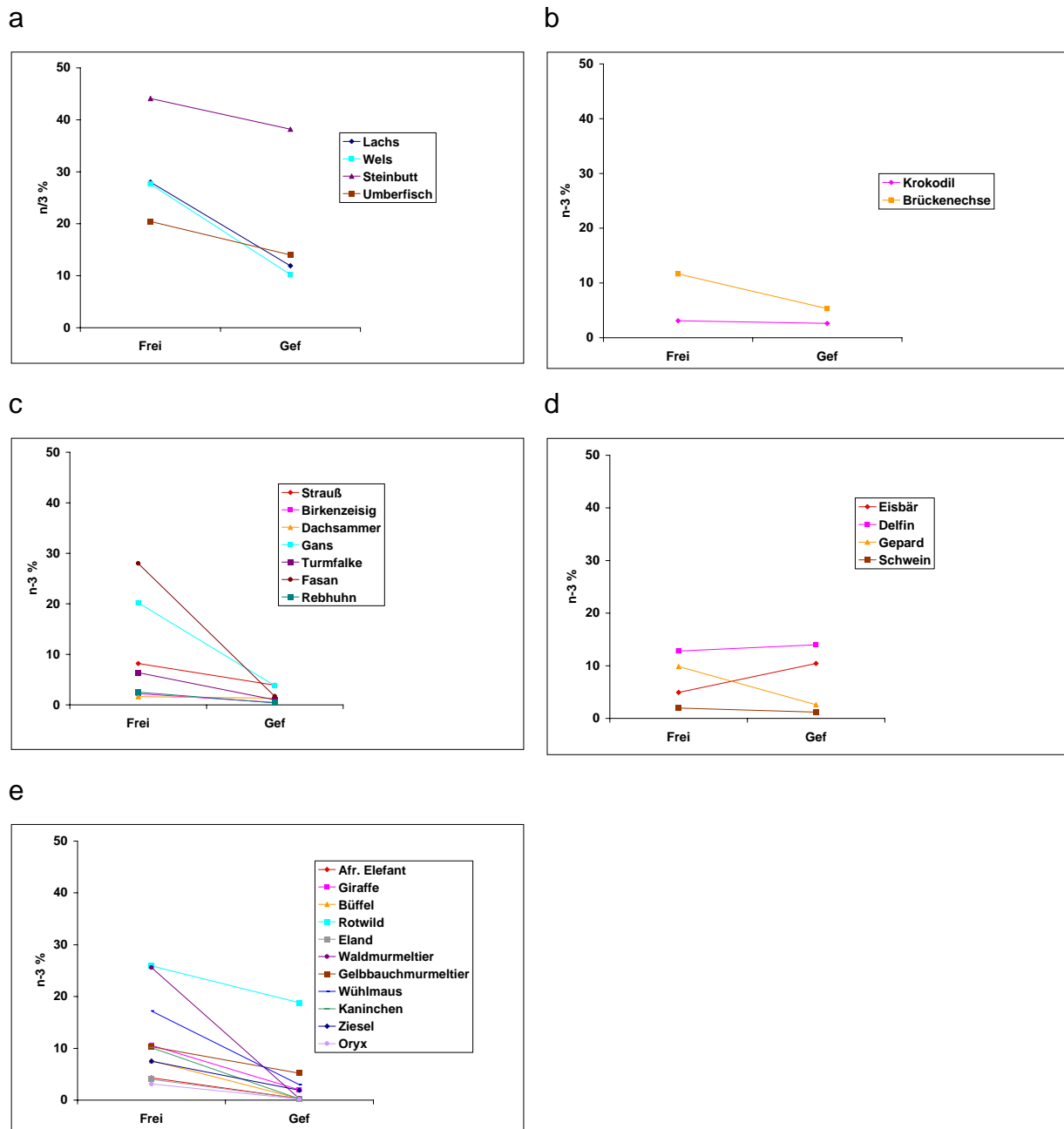


Abbildung 11 a-e: Vergleich der n3-FS Anteile (in % aller FS) in verschiedenen Geweben von a) Fischen, (b) Reptilien, (c) Vögeln, (d) carni- und omnivoren Säugern, (e) herbivoren Säugern aus freier Wildbahn und aus Gefangenschaft. Für den innerartlichen Vergleich wurden nur Angaben für das gleiche Körpergewebe und die gleiche Lipidfraktion herangezogen. (Quellennachweis im Appendix)

8.6.2.5 N3/N6 Verhältnis

Da bei den meisten Tieren in Gefangenschaft geringere Anteile von n6 und von n3 gemessen wurden, ist es wichtig, das Verhältnis dieser beiden FS-Gruppen zu betrachten. Dabei zeigt sich bei allen untersuchten Tierarten ein geringeres Verhältnis in Gefangenschaft (mit Ausnahme des Eisbärs und der Dachsammer).

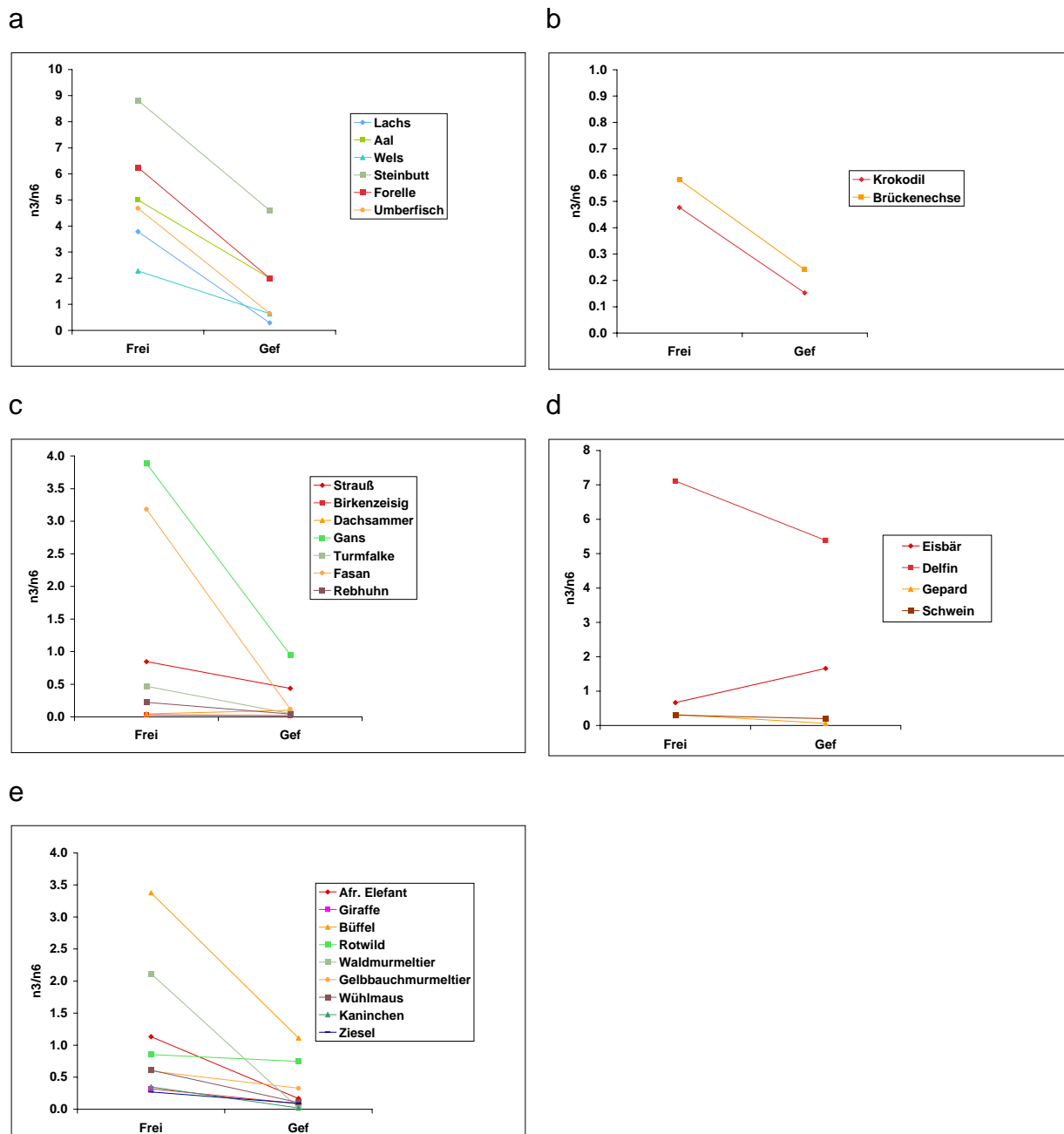


Abbildung 12 a-e: Vergleich der n3/n6-Verhältnisse in verschiedenen Geweben von a) Fischen, (b) Reptilien, (c) Vögeln, (d) carni- und omnivoren Säugern, (e) herbivoren Säugern aus freier Wildbahn und aus Gefangenschaft. Für den innerartlichen Vergleich wurden nur Angaben für das gleiche Körpergewebe und die gleiche Lipidfraktion herangezogen. (Quellennachweis im Appendix)

8.6.3 Beurteilung der Ergebnisse

Die zwei verschiedenen Wege, auf denen ein Vergleich zwischen frei- und in Gefangenschaft lebenden Tieren erfolgte, führen zu dem Ergebnis, dass Fische, Vögel und herbivore Säuger in Gefangenschaft in der Regel einen geringeren UI und geringere Anteile an PUFA, n3 und ein geringeres n3/n6-Verhältnis aufweisen als frei lebende Artgenossen.

Bei Reptilien und carni- bzw. omnivoren Säugern ergibt sich hingegen ein uneinheitliches Bild, so dass hier nicht von einem allgemeinen Muster gesprochen werden kann. Zwar ist gerade bei spezialisierten Fleischfressern wie den Katzenartigen eine Beurteilung der Versorgung mit PUFA auch im Zoo wichtig (HALLE et al., 1995; vgl. 4.2.2.2), doch kann aufgrund der vorliegenden Untersuchung keine allgemeine Empfehlung abgegeben werden. Hier gilt es, den jeweiligen Einzelfall zu betrachten.

Auf die ungünstigen Folgen einer Verringerung von n3-FS und des n3/n6-Verhältnisses wurde im Literaturteil ausführlich eingegangen.

Es ist zu beachten, dass eine Erhöhung des UI oder der PUFA in Gefangenschaft – wie bei einigen Reptilien oder carni-/omnivoren Säugern beobachtet – nicht unkritisch als positiv zu bewerten ist. Diese Erhöhung des UI und der PUFA stellt für den Organismus ein oxidatives Risiko dar (vgl. 4.2.1.4), das durch entsprechende Gehalte an antioxidativen Substanzen in der Ration (ggf. speziell supplementiert) abgefangen werden müsste.

8.6.4. Zusammenfassende Bewertung

Der Vergleich der FS-Zusammensetzung bei freilebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Wildtieren ergibt somit die gleichen Unterschiede, die sich auch im Vergleich von Wildtieren und verwandten domestizierten Formen (z.B. Wildwiederkäuer-Rind oder Wildschwein-Hausschwein) zeigen. Auf diese Unterschiede wies zuerst CRAWFORD mit seiner Arbeitsgruppe wiederholt hin (CRAWFORD, 1968; CRAWFORD et al., 1970, 1986, 1991), aber auch andere Autoren konnten diesen Unterschied zu Haustieren demonstrieren (MILLER et al., 1986; LARICK et al., 1989; KOIZUMI et al., 1991; CORDAIN et al., 2002).

Vergleichbare Unterschiede finden sich auch bei extensiv und intensiv gehaltenen Haustieren (KOIZUMI et al., 1991). Damit ergeben sich mehrere parallele Unterschiede hinsichtlich der FS-Zusammensetzung (Tab. 18).

Tabelle 18: Unterschiede in der FS-Zusammensetzung im Zusammenhang mit Fütterungsregime bzw. Habitat

höherer n3-Anteil	geringerer n3-Anteil
höheres n3/n6-Verhältnis	niedrigeres n3/n6-Verhältnis
(meist mehr PUFA)	(meist weniger PUFA)
frei lebende Wildtiere	Wildtiere in Gefangenschaft
frei lebende Wildtiere	Haustiere
extensiv gehaltene Haustiere	intensiv gehaltene Haustiere
Menschen unter „ursprünglichen Lebensbedingungen“	Menschen unter „zivilisierten“ Bedingungen
Menschen: Jäger und Sammler/Fischer	Menschen: Ackerbauern

8.6.4.1 Potentielle Ursachen

Hauptursache für die ungleichen FS-Muster zwischen frei lebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Tieren ist die unterschiedliche Nahrung.

Im Zoo gehaltene Pflanzenfresser erhalten meist wesentlich weniger Grünfutter (das reich an n3-FS ist) als die entsprechenden, in ihrem natürlichen Habitat lebenden Tiere, aufnehmen. Stattdessen werden getrocknete Grünfuttermittel wie etwa Heu gefüttert. Durch die Trocknung verändern sich jedoch die FS-Anteile teilweise enorm. Tabelle 19 zeigt, dass nach FRENCH et al. (2000) vor allem die n3-FS durch den Trocknungsvorgang verringert werden, n6-Anteile dagegen gleich bleiben. Ein ähnliches Ergebnis zeigte sich auch bei GRANT et al. (2002), die frische und getrocknete Blättermischungen auf ihre LA- und ALA-Anteile untersuchten. Der LA-Anteil der getrockneten Blätter entsprach durchschnittlich dem der frischen Blättermischung, der ALA-Anteil dagegen sank durch das Trocknen um 70 % (vgl. Tab. 5).

Tabelle 19: Vergleich der FS-Anteile von frischem Gras und Grasheu. Angaben in % aller FS. (FRENCH et al., 2000; GRANT et al., 2002).

	Gras	Grasheu
18:2 (n6)	14.00	14.00
18:3 (n3)	49.15	25.00

Um den Energiebedarf der Zootiere mit einfach zu erstellenden Rationen zu decken, kommt im Zooalltag oft eine kraftfutterdominierte Fütterung zum Einsatz. Hierbei spielen n6-FS reiche Getreide eine dominierende Rolle. GRANT et al. (2002) untersuchten beispielsweise 20 verschiedene Zoodiäten für Spitzmaulnashörner und stellten fest, dass diese hauptsächlich aus Heu (61 %) und Getreidepellets (28 %) und nur zu einem geringen Grad aus Gemüse (6 %) und Grünfutter (5 %) bestanden. Tabelle 20 stellt vergleichend die LA- und ALA-Anteile verschiedener Zoofuttermittel und zwei natürlicher Laubmischungen dar. Es zeigt sich ein deutlich verschobenes n3/n6 Verhältnis der Zoodiät im Vergleich zu den Freilandgrünfuttermischungen.

Tabelle 20: Vergleich der LA- und ALA-Anteile verschiedener Futtermittel. Angaben in % aller FS. (GRANT et al., 2002)

	Zoo Diät: Heu, Getreidepellets, Gemüse, Grünfutter	Heu	Getreidepellets	Afrikanische Laubmischung	Nordamerikanische Laubmischung
18:2 (n6)	22.00	14.00	47.00	7.50	10.00
18:3 (n3)	18.00	25.00	8.80	20.00	64.00

Zu bemerken ist auch noch, dass nicht nur das relative FS-Verhältnis, sondern ebenso die absolute FS-Menge ausschlaggebend für eine naturnahe Fütterung sind.

Bei pflanzenfressenden Vögeln, führt ein Futterregime mit einem hohen Anteil an Körnermischungen und wenig Grünfutter zu ähnlichen Änderungen im FS-Muster der Zootiere wie bei den herbivoren Säugern. Auch hier ist zu einer Fütterung mit höherem Frisch- und Grünfuttergehalt zu raten.

Fleischfresser und omnivore Arten werden im Zoo oft mit leicht zu beschaffenden Fleischarten, hauptsächlich Rindfleisch, gefüttert. Da sich im Fleisch von Vormagenverdauern jedoch höhere Anteile an gesättigten FS und MUFAs finden (vgl. 4.2.2.1), ist Rindfleisch als Hauptfuttermittel nicht geeignet. Vor allem für Fleischfresser, die kleinere Futtertiere jagen, diese oft dickdarmfermentierende Arten oder Allesfresser sind, unterscheidet sich das FS-Muster der natürlichen Beutetiere teilweise erheblich von dem von Rindfleisch.

Ein ebenfalls wichtiger Punkt ist die strikte Fütterung fischfressender Arten mit Fisch, nicht mit Fleisch, da Fische meist höhere n3-FS Anteile aufweisen als Fleisch.

8.6.4.2 *Potentielle Konsequenzen*

Der Einfluss einer geringeren Versorgung mit n3-FS auf den Organismus wurde in der Literaturübersicht ausführlich dargestellt; negative Effekte sind hinsichtlich der Herz-Kreislauf-Gesundheit, des Immunstatus, der Hautgesundheit, der Entwicklung von Gehirn und Auge etc. zu erwarten. Bei Krabben und Fischen wurde wiederholt beobachtet, dass bei einer ungenügenden n3 Versorgung das Wachstum vermindert ist (LEE et al., 1975; YU und SINNHUBER, 1979; ANDIFER und JOSEPH, 1976; WATANABE et al., 1989; IBEAS et al., 1994). Bei Reptilien wurde ein Einfluss des FS-Musters der Nahrung auf die bevorzugte Temperatur und den Grundumsatz demonstriert (GEISER et al., 1992; GEISER und LEARMOUTH, 1994; SIMANDLE et al., 2001).

Im Gegensatz zum Menschen und zu Versuchstieren, wo bereits eine Reihe von klinisch relevanten Effekten einer n3-Supplementierung gesichert werden konnte, fehlen entsprechende Studien bei Zootieren weitgehend.

Relevante Fragen, nämlich ob sich bestimmte Krankheitsbilder bei Zootieren häufiger demonstrieren lassen als bei ihren frei lebenden Artgenossen, sind kaum zu beantworten. Haben Zootiere häufiger Tumorerkrankungen, Herz-Kreislauf-Erkrankungen, Hautprobleme, Fortpflanzungsstörungen als Wildtiere? Manche dieser Fragen sind ohne umfassende Untersuchungen von Wildtieren selber nicht zu klären (Tumorerkrankungen, Herz-Kreislauf-Erkrankungen); andere, die als relativ leicht zu beantworten erscheinen mögen (viele Wildtierarten, die sich in Gefangenschaft selten fortpflanzen, können in freier Wildbahn ihre Art erhalten), sind als Problem zu multifaktoriell, um sie allein auf die FS-Zusammensetzung der Nahrung zu reduzieren. Eine Vereinheitlichung der Gesundheitsbeurteilung von Zootieren, mit standardisierten Protokollen für die pathologische Untersuchung, könnte zumindest hinsichtlich der Inzidenz bestimmter Erkrankungen bei Zootieren Aufschluss geben. Beispielhaft sei erwähnt, dass Atherosklerose bei frei lebenden Afrikanischen Elefanten demonstriert wurde, und zwar im Zusammenhang mit bestimmten, vermeintlich PUFA-depletierten Habitaten (SIKES 1968a,b, 1969; MCCULLAGH und LEWIS, 1967; MCCULLAGH 1969a,b, 1975; DILMAN und CARR, 1970). Bei Tieren aus Zoos wurde Atherosklerose ebenfalls mehrfach beschrieben (ZVETAEVA, 1940; LINDSAY et al., 1956; VASTESAEGER et al., 1959; RATCLIFFE, 1961; FINLAYSON, 1965; MIKOTA et al., 1994). Ein quantitativer Vergleich der Inzidenz ist aber, trotz dieser vergleichsweise ausführlichen Dokumentation, nicht möglich.

Die einzige kontrollierte Studie bei einer Zootierart ist die von BLAIR et al. (2000) bei Brückenechsen. Diese Autoren fanden keinen Effekt einer Supplementierung von wachsenden Brückenechsen mit Fischöl, im Vergleich zu Tieren ohne dieses Supplement, hinsichtlich Wachstumsrate oder Energieumsatz. Sie wiesen aber selber darauf hin, dass potentielle Effekte nur durch Langzeitstudien ermittelt werden könnten, die in der Regel bei derart langlebigen Tieren (Lebenserwartung mehrere Jahrzehnte) unrentabel sind. Dieses Problem stellt sich allgemein bei der Beurteilung eines etwaigen Effektes einer gezielten FS-Supplementierung bei Zootieren. Beim Menschen werden derartige Untersuchungen aufgrund groß angelegter, Plazebo-kontrollierter Doppel-Blind-Studien durchgeführt (z. B. GISSI, 1999); derartige Studien sind in Zoologischen Gärten nicht unter vertretbarem Aufwand durchzuführen.

HOLMAN hat bereits 1968 versucht anhand eines Index auf eine Mangelsituation zu schließen (vgl. 4.2.1.2). Aus dem Verhältnis von 20:3n9 / 20:4n6 (Angaben jeweils in % aller FS) soll ein Mangel an Linol- und Linolensäure ersichtlich werden. Nachstehende Tabelle 21 veranschaulicht, wie wenig Ergebnisse sich jedoch aus dem umfangreichen Datenmaterial errechnen lassen. Dies liegt hauptsächlich daran, dass die FS 20:3n9 und 20:4n6 in nur wenigen Publikationen gemessen wurden. In den entsprechenden Studien, in denen der Index errechnet werden konnte, findet sich kein Hinweis auf Mangelsituationen. Um wirklich beurteilen zu können, ob FS-Defizite sich mit Hilfe des Holman Index veranschaulichen lassen, wäre es in Zukunft wichtig, bei allen Studien die entsprechenden FS mit zu messen.

Tabelle 21: Holman-Indices verschiedener Gewebe diverser Spezies. (Quellennachweis im Appendix)

Gewebe	Habitat	Spezies	Holman Index (20:3n9/20:4n6)	Quellen
Fett total	Frei lebend	Gr. Meeres- schildkröte	0.09	JOSEPH et al. (1985)
Fett total	Frei lebend	Bisamratte	0.25	KÄKELÄ und HYVÄRINEN (1996)
Leber Total	Frei lebend	Bisamratte	0.17	KÄKELÄ und HYVÄRINEN (1996)
Leber PL	Gefangenschaft	Nerz	0.02	AHLSTROM et al. (1997)
Leber PL	Gefangenschaft	Labormaus	0.03	SENA et al. (1982)
Leber PL	Frei lebend	Kaninchen	0.10	COUTURE und HULBERT (1995)
Muskel PL	Gefangenschaft	Rind	0.42	MALAU-ADULI et al. (1998)
Muskel total	Gefangenschaft	Dromedar	0.13	RAWDAH et al. (1994)
Muskel total	Gefangenschaft	Schaf	0.48	VIPOND et al. (1993)

Ein anderer, auch unter Zoobedingungen eher durchführbarer Ansatz, ist die Demonstration von Vorher-Nachher-Effekten, bei denen bestimmte Parameter vor

und nach einer Supplementierung mit bestimmten FS erhoben werden. Dabei ist die Wahl des entsprechenden beobachteten Zeitraumes und der gemessenen Parameter essentiell für die Beurteilung des Ergebnisses. So ist z. B. nicht zu erwarten, dass sich eine Futterumstellung innerhalb von zwei Wochen im FS-Muster der Erythrozyten messbar niederschlagen wird; innerhalb dieses Zeitraumes sollten jedoch Unterschiede in der Triglycerid-Fraktion des Plasmas nachweisbar sein. Allerdings sollte bedacht werden, dass ein messbarer Einfluss der Fütterung auf die FS-Zusammensetzung bestimmter Gewebe oder Fraktionen aufgrund der großen Menge entsprechender Fachliteratur zu Mensch und Tieren an sich keinen wesentlichen Erkenntniszuwachs bedeutet – es sei denn, es handelt sich um gezielte Dosierungsversuche, bei denen der Effekt verschiedener Dosierungen bestimmt werden soll, um daraus konkrete Fütterungsempfehlungen abzuleiten. Weitaus wichtiger als eine weitere Demonstration eines Einflusses der Nahrungs- auf die Körperzusammensetzung (bei Zootieren demonstriert an Spitzmaulnashörnern, SUEDEMEYER und DIERENFELD, 1998, und an Giraffen, CLAUSS et al., 2000) wäre jedoch die Demonstration klinisch relevanter Effekte einer Supplementierung. Vorbild für derartige Studien könnte z. B. die Arbeit von FIENNES et al. (1973) sein, die durch eine ALA-freie Diät innerhalb von 20 Monaten bei einer Gruppe Kapuzineräffchen Hautläsionen auslösten, die durch eine ALA-Supplementierung mit Leinöl reversibel waren. Allerdings ist unter Zoobedingungen nicht von einer Depletions-Ration auszugehen, und es ist fraglich, ob die untersuchte Gruppengröße innerhalb kürzerer Zeit ein Ergebnis von mehr als anekdotischer Qualität (vgl. SUEDEMEYER und DIERENFELD, 1998; CLAUSS et al., 2000) zulassen kann.

Somit bleibt in den meisten Fällen nur die Vermutung, dass die gemessenen Unterschiede in der Körperzusammensetzung mit anderen Unterschieden korrelieren. Berühmt ist die Studie von SIKES (1968ab, 1969), die zeigte, dass die Qualität des Habitats einen entscheidenden Einfluss auf das Vorkommen von Atherosklerose beim frei lebenden Afrikanischen Elefanten hat. Weiterführende Studien von MCCULLAGH und LEWIS (1967) und MCCULLAGH (1969ab, 1975) bestätigten diese Befunde. Elefanten, die gezwungen waren, sich in einem hauptsächlich aus trockenem Grasland bestehenden Habitat aufzuhalten, litten zu einem größeren Anteil an Atherosklerose als solche, die in einem Waldhabitat lebten. Die Vegetation des Waldhabitats wies dabei erheblich größere Mengen von PUFA auf als die des Graslandes (MCCULLAGH 1972, 1973). Bei Larven des Wolfsbarsch

(*Dicentrarchus labrax*) wurde eine „Taumelkrankheit“ bei solchen Individuen festgestellt, die zugleich einen geringeren DHA-Anteil im Gesamtkörper aufwiesen als gesunde Individuen (CORNEILLE et al., 1990). MORPURGO et al. (1993) vermuteten einen Zusammenhang zwischen der relativen Erhöhung von n6-PUFAs bei Krokodilen in Gefangenschaft mit dem Auftreten von Dermatosen, Fettleber, Fertilitätsstörungen und einer geringeren Wachstumsrate. Ebenso vermuteten NOBLE et al. (1993) bei Alligatoren in Gefangenschaft einen kausalen Zusammenhang zwischen der verringerten Schlupfrate und des erniedrigten n3/n6-Verhältnisses und SPEAKE et al. (1994) einen mit der höheren Embryonensterblichkeit in Gefangenschaft. SUEDMEYER und DIERENFELD (1998) und GRANT et al. (2002) vermuteten einen Zusammenhang zwischen der veränderten FS-Aufnahme bei Spitzmaulnashörnern in Gefangenschaft und der verschiedenen, bei dieser Tierart auftretenden ungewöhnlichen Krankheitserscheinungen. CLAUSS et al. (2000) vermuteten einen Zusammenhang zwischen der FS-Versorgung von Giraffen und ihrer Hautgesundheit. CLAUSS et al. (2003) spekulierten über einen Zusammenhang zwischen der vermeintlich ungünstigen FS-Versorgung von Elefanten in Gefangenschaft und der Schwierigkeit, fertiles Sperma zu gewinnen und in gefrorenem Zustand zu lagern. Die Liste derartiger Spekulationen ließe sich sicherlich beliebig fortsetzen. Als letztes Beispiel sei eine eigene Spekulation zur Mauser bei Pinguinen angeführt: Mauser führt bei Pinguinen zu einer Verminderung der EPA- und DHA-Reserven und zu einem relativen Anstieg von LA (HARBIGE et al., 1992). Daraus lässt sich vermuten, dass bei einem erhöhten LA-, und einem erniedrigten DHA-Status in Gefangenschaft Probleme bei der Mauser auftreten könnten. Krill hat einen höheren Anteil an PUFA als die meisten Fische (vgl. Tab. 9). Zügelpinguine (*Pygoscelis antarctica*) sind die Pinguine mit dem höchsten Anteil an Krill in ihrer natürlichen Nahrung (LISHMAN 1985). Diese Spezies sollte also in Gefangenschaft diejenige sein, bei der die Diskrepanz zwischen dem FS-Muster der natürlichen Nahrung und der Zoodiät am größten ist. Interessanterweise leiden Zügelpinguine in Menschenobhut unter einem ungeklärten Mauserproblem (DIEBOLD et al. 1999). Van Den Sande (1967) berichtet vom unterschiedlichen Erfolg zweier Antarktis-Expeditionen, bei denen andere Pinguine gefangen und nach Europa verbracht wurden. Der Misserfolg der ersten Expedition wurde u. a. auf die Ernährung zurückgeführt; bei der zweiten Expedition, die erfolgreich verlief, wurden den Tieren nicht nur Fische, sondern auch Shrimps

verfüttert. Es kann spekuliert werden, dass auch hier der höhere Anteil an PUFA in Shrimps einen positiven Effekt hatte.

Der Vergleich zum Hyperaktivitätssyndrom des Kindes (s. Literaturübersicht Abschnitt 4.4.2.7) sollte einem dabei immer vor Augen halten, dass gemessene Abweichungen im FS-Muster von einer „Normalpopulation“, bei gleichzeitigem Auftreten von bestimmten Störungen, nicht zwangsläufig bedeuten, dass eine Supplementierung mit den entsprechenden FS die Störungen beheben muss. Andererseits zeigt die Historie anderer menschlicher Erkrankungen, wie Herz-Kreislauf-Erkrankungen oder Schizophrenie, dass eine derartige Herangehensweise durchaus erfolgreich sein kann. Allerdings kann in der Zootierernährung die Schwierigkeit, einen entsprechenden Erfolg zu messen oder zu widerlegen, derartige Bemühungen von vornherein als zu aufwendig erscheinen lassen.

Aus diesem Grunde muss man sich für die Zootierfütterung zwei Fragen stellen:

Besteht die Möglichkeit, durch eine Futterumstellung eine naturnähere Versorgung mit FS zu gewährleisten?

Ist der dafür notwendige zusätzliche Aufwand zu rechtfertigen – insbesondere vor dem Hintergrund, dass ein evtl. Erfolg kaum messbar sein wird bzw. sich vielleicht gar nicht einstellt?

8.6.5 Zukünftige Verbesserungen in der Zootierfütterung

Fleischfresser

Bei Fleischfressern wäre durch eine entsprechende Auswahl des verfütterten Fleisches für eine verbesserte Versorgung mit PUFA und n3-FS zu sorgen, z. B. durch das Anbieten von Nager-, Kaninchen- oder Pferdefleisch statt Rindfleisch (siehe Tab. 22) und durch den Einsatz von zoeigenen Futtertieren.

Tabelle 22: Vergleich FS-Anteile im Fettgewebe (Gesamtlipide) von Pferde- und Rindfleisch. Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (GUPTA und HILDITCH, 1951; EICHHORN et al., 1986; COBOS et al., 1995)

	Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Pferd (<i>Equus caballus</i>)	Rind (<i>Bos taurus</i>)
16:0	25.50	25.90	28.00
18:0	6.83	4.70	14.20
18:1 (n9)	33.15	33.70	44.50
18:2 (n6)	13.02	5.20	1.50
18:3 (n3)	17.92	16.30	0.30

Insektenfresser

Bei Insektenfressern wäre durch eine entsprechende Fütterung der Futterinsekten für eine verbesserte Versorgung mit PUFA und n3-FS zu sorgen – im gleichen Sinne, wie durch die Fütterung der Futterinsekten die Mineralversorgung der Insektenfresser optimiert werden kann (z. B. HATT et al., 2003). Hier wäre vor allem darauf zu achten, dass die Mineralmischung, auf die die Futterinsekten vor dem Verfüttern gehalten werden, keine Getreide- oder Sojamehle als Trägersubstanz enthalten, und dass die Insekten zuvor auf frischem Grünfutter gehalten wurden. So sind innerhalb einer Insektenart erhebliche Unterschiede im FS-Muster möglich (vgl. Tab. 23).

Tabelle 23: Vergleich der FS-Muster zweier Tiere der gleichen Spezies (analysiert wurden ganze Tiere aus kommerzieller Zucht) Angaben in % aller FS. (CARTLAND-SHAW et al., 1998)

	Heuschrecke (<i>Locusta spp.</i>)	Heuschrecke (<i>Locusta spp.</i>)
16:0	24.30	21.20
16:1	0.80	1.30
18:0	10.10	10.10
18:1 (n9)	19.90	26.60
18:2 (n6)	6.80	30.00
18:3 (n3)	34.80	6.60

Fischfresser

Da die meisten fischfressenden Arten in Gefangenschaft mit Fischen gefüttert werden, sind hier vermutlich am wenigsten Probleme zu erwarten. Wichtig ist, solche Arten nicht ersatzweise mit Fleischprodukten zu füttern. Arten, die in freier Wildbahn auf Krill, Quallen, Tintenfische o. ä. spezialisiert sind, können evtl. auf einen noch höheren Anteil n3-PUFA adaptiert sein, so dass sie bei einer reinen Fischfütterung nicht die gleiche FS-Zusammensetzung wie frei lebende Artgenossen aufweisen (Tab. 24), mit entsprechenden Konsequenzen. So konnte zum Beispiel bei Fischen durch den Einsatz von Tintenfischöl der Aufzuchterfolg signifikant gesteigert werden (EMATA et al., 2003).

Pflanzenfresser

Die Bemühungen, eine naturnähere FS-Zusammensetzung in der Zootierfütterung einzuführen, sollten sich – entsprechend den Ergebnissen unter 8.1.3 - vor allem auf Pflanzenfresser konzentrieren. Wie in Abschnitt 8.1.4 erläutert, ist die deutliche, konsistente Diskrepanz im FS-Muster zwischen frei- und in Gefangenschaft lebenden

Pflanzenfressern auf den kombinierten Einsatz von trocken konserviertem Raufutter und Mischfutter auf Getreide- und Sojabasis zurückzuführen. Dementsprechend sollte einerseits eine grundsätzlich andere Mischfutter-Rezeptur sowie andererseits der Einsatz von frischem Raufutter zu einer gewünschten Veränderung des FS-Musters führen.

Tabelle 24: FS-Muster von Krill, Qualle, Tintenfisch, Hering (Krill, Qualle, Hering: GesamtFS im ganzen Tier; Tintenfisch: GesamtFS im Mantelgewebe). Angaben in % aller FS, Quotienten ohne Einheit. (SIPOS et al., 1968; LINKO et al 1985; HAGEN et al., 2001; PHILLIPS et al 2003)

Art:	Antarktischer Krill (<i>Euphausia superba</i>)	Gelbe Haarqualle (<i>Cyanea capillata</i>)	Tintenfisch (<i>Moroteuthis ingens</i>)	Baltischer Hering (<i>Clupea harengus</i>)
14:0	5.00	2.03	1.70	6.80
16:0	16.70	13.64	24.30	22.20
18:0	1.20	5.01	1.30	1.50
18:1 (n9)	17.60	5.17	2.70	20.90
18:2 (n6)	2.50	0.81		6.00
18:3 (n3)	0.90	0.51		3.50
20:5 (n3)	25.60	12.38	13.90	9.70
22:5 (n3)		3.93		0.20
22:6 (n3)	15.20	21.15	40.90	12.00
Gesättigte FS:	22.90	26.74	27.30	32.00
Einf. Unges. FS:	25.10	16.91	8.70	22.80
PUFA's:	47.90	47.73	55.90	35.50
Unges./Ges. FS	3.19	2.42	2.37	1.82
n3:	44.50	40.44	54.80	28.10
n6:	3.40	7.29	1.10	7.40
n9:	18.90	11.65	6.40	21.10
n3/n6:	13.09	5.55	49.82	3.80
Unsaturation Index	2.67	2.62	3.28	1.82

Entsprechende Untersuchungen wurden vor allem bei Hauswiederkäuern durchgeführt; aufgrund der Verdauungsanatomie ist zu erwarten, dass bei anderen Vormagenfermentierern prinzipiell vergleichbare Ergebnisse erzielt werden könnten, während bei Dickdarmfermentierern die Resultate noch entschieden deutlicher ausfallen sollten.

So zeigten verschiedene Studien, dass Heufütterung bereits zu einer Erhöhung des n3/n6-Verhältnisses führt im Vergleich zu Mischfutter-Einsatz (ZIEGLER et al., 1967). Erhöhte Anteile von Mischfutter in der Ration führten zu einem verringerten n3/n6-Verhältnis (BROWN et al., 1979; WESTERLING und HEDRICK, 1979; MELTON et al., 1982; DUCKETT et al., 1993; FRENCH et al., 2000). Diesen Untersuchungen zufolge sollte allein schon ein Fütterungsregime, dass Mischfutter nur äußerst

sparsam und somit Raufutter als Haupt-Futterkomponente einsetzt, ein günstigeres FS-Muster bewirken als ein Fütterungsregime mit deutlichem Mischfutter-Einsatz.

Bei Hauswiederkäuern belegen zusätzlich zahlreiche Studien, dass der Einsatz von frischem Grünfutter, Weidegang bzw. siliertem Grünfutter das n3/n6-Verhältnis deutlich erhöht und zu einer Erhöhung der PUFA-Versorgung führt (MILLER et al., 1967; BROWN et al., 1979; WESTERLING und HEDRICK, 1979; MELTON et al., 1982; MARMER et al., 1984; HIDIROGLOU et al., 1987; DUCKETT et al., 1993; ENSER et al., 1998; MANDELL et al., 1998; FRENCH et al., 2000; MANN et al., 2003). Da sich die FS-Zusammensetzung und der Fettgehalt zwischen einem Gras und seiner Silage nicht merklich unterscheidet (WARD und ALLEN, 1957; vgl. Tab.25), ist Silieren eine sinnvolle Alternative zur Trockenkonservierung, die einen hohen Anteil an PUFA und insbesondere n3-FS garantiert (FRENCH et al., 2000; RAES et al., 2004).

Der Einsatz von Grünmehlpellets erwies sich beim Hauswiederkäuer ebenfalls als sehr effektiv, um das n3/n6-Verhältnis zu erhöhen, was auf die hohen n3-Anteile im Grünmehl zurückzuführen ist (DANIEL et al., 2004; vgl. Tab. 25).

Tabelle 25: Vergleich der FS-Anteile verschiedener Futtermittel für Pflanzenfresser. Angaben in % aller FS. (FRENCH et al., 2000; DANIEL et al., 2004; RAES et al., 2004)

	Gras	Grassilage	Krafftutter	Grünmehl- pellets	Mischfutter: Getreide, Trockenschnitzel	Mischfutter: Getreide, Trockenschnitzel, Leinsamen
16:0	20.81	24.00	18.37	14.04	14.40	8.70
18:0	3.29	2.90	1.46	1.33	4.60	3.30
18:1 (n9)	5.74	6.32	30.10	1.93	16.30	17.00
18:2 (n6)	14.00	14.53	44.45	10.49	47.10	24.70
18:3 (n3)	49.15	46.23	3.13	64.11	12.30	43.20

Das Zumischen von Leinsamen in Mischfutter verändert das FS-Muster desselben deutlich (vgl. Tab. 25) und führt auch zu einer Erhöhung des n3/n6-Verhältnisses im Organismus (RAES et al., 2004). Beim Spitzmaulnashorn (SUEDMEYER und DIERENFELD, 1998) und bei der Giraffe (CLAUSS et al., 2000) wurde durch den Einsatz von Leinsamen-Produkten (Öl bzw. Extraktionskuchen) das n3/n6-Verhältnis im Tier messbar verändert.

Diese Beobachtungen lassen sich so zu einer Empfehlung zusammenfassen, dass möglichst viel frisches Raufutter (Gras, Luzerne, Laub) verfüttert werden sollte, und dass zur Konservierung dem Silieren gegenüber dem Trocknen der Vorzug zu geben ist. Mischfutter sollten weniger bis gar keine Getreideanteile enthalten und könnten in

ihrem n3-Anteil positiv durch Anteile von Gr nmehl und Leinsamen ver ndert werden.

9. Literaturverzeichnis

Abba C, Mussa PP, Vercelli A, Raviri G (2005) Essential fatty acids supplementation in different-stage atopic dogs fed on a controlled diet. J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. **89**: 203 - 207.

Abedin L, Lien EL, Vingrys AJ, Sinclair AJ (1999) The effects of dietary α -linolenic acid compared with docosahexaenoic acid on brain, retina, liver, and heart in the guinea pig. Lipids **34**: 475 - 482.

Abril R, Barclay W (1998) Production of docosahexaenoic acid-enriched poultry eggs and meat using an algae-based feed ingredient. World Rev. Nutr. Diet **83**: 77 - 88.

Achaya KT, Banerjee BN (1946) The fatty acid and glyceride structure of Indian buffalo milk and depot fats, and some characteristics of eastern animal fats. Biochem. J. **40**: 664 - 669.

Ackman RG, Takeuchi T (1986) Comparison of fatty acids and lipids of smolting hatchery-fed and wild atlantic salmon (*Salmo salar*). Lipids **21**: 117 - 120.

Ackman RG, Tocher CS, McLachlan J (1968) Marine phytoplankter fatty acids. J. Fish. Res. Bd. Can. **25**: 1603 - 1620.

Ackman RG, Hooper SN, Ke PJ (1971) The distribution of saturated and isoprenoid fatty acids in the lipids of three species of molluscs (*Littorina littorea*, *Crassostrea virginica* and *Venus mercenaria*). Comp. Biochem. Physiol. **39 B**: 579 - 587.

Ackman RG, Hooper SN, Frair W (1971) Comparison of the fatty acid compositions of depot fats from fresh-water and marine turtles. Comp. Biochem. Physiol. **40 B**: 931 - 944.

Ackman RG, MacPherson EJ, O'Dor RK (1991) Fatty acids of the depot fats from the blue-banded sea snake (*Laticauda colubrina*) and its principal food the conger eel (*Conger cinereus*). Comp. Biochem. Physiol. **98 B**: 423 - 425.

Adams PB, Lawson S, Sanigorski A, Sinclair AJ (1996) Arachidonic acid to eicosapentaenoic acid ratio in blood correlates positively with clinical symptoms of depression. Lipids **31**: 157 - 161.

Afroz H, Ishaq M, Ali SS (1971) Seasonal changes in the lipids of adipose tissue in a hibernating lizard (*Uromastix hardwickii*). Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **136**: 894 - 898.

Agostoni C, Trojan S, Bellu R, Riva E, Giovannini M (1995) Neurodevelopmental quotient of healthy term infants at 4 months and feeding practice: The role of long-chain polyunsaturated fatty acids. Pediatr. Res. **38**: 262 - 266.

Agostoni C, Trojan S, Bellu R, Riva E, Bruzzese MG, Giovannini M (1997) Developmental quotient at 24 months and fatty acid consumption of diet in early infancy: a follow up study. Arch. Dis. Child **76**: 421 - 424.

Agren JJ, Al-Amad H, Hänninen O (1991) Fatty acid content and composition of five fish species from the Persian Gulf. Comp. Biochem. Physiol. **100 B**: 339 - 341.

Ahlstrom O, Skrede A (1997) Liver fatty acid composition and peroxisomal fatty acid oxidase activity in blue foxes (*Alopex lagopus*) and mink (*Mustela vison*) fed diets containing different levels of fish oil. Comp. Biochem. Physiol. **117 A**: 135 - 140.

Ahluwalia B, Pincus G, Holman RT (1967) Essential fatty acid deficiency and its effects upon reproductive organs of male rabbits. J. Nutr. **92**: 205 - 213.

Ahne W (1986) Grundriß der Zoologie für Tiermediziner. Verlag Paul Parey, Berlin.

Aloia RC (1980) The role of membrane fatty acids in mammalian hibernation. Fed. Proc. **39**: 2974 - 2979.

Altrichter M, Saenz JC, Carillo E, Futter TK (2000) Seasonal diet of *Tayassu peccari* (Artiodactyla: Tayassuinae) in Corcovado National Park, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. **48**: 689 - 701.

Alvarez JG, Storey BT (1995) Differential incorporation of fatty acids into and peroxidative loss of fatty acids from phospholipids of human spermatozoa. Mol. Reprod. Develop. **42**: 334 - 346.

Anderson JW, Johnstone BM, Remley DT (1999) Breast-feeding and cognitive development: a meta-analysis. Am. J. Clin. Nutr. **70**: 525 - 535.

Ando S, Tanaka Y, Waki H, Fukui F (2001) Synaptic functions and synaptic membrane lipids in the aging brain. World Rev. Nutr. Diet **88**: 53 - 57.

Arbuckle LD, Rioux FM, MacKinnon MJ, Hrboticky N, Innis SM (1991) Response of (n3) and (n6) fatty acids in piglet brain, liver and plasma to increasing, but low, fish oil supplementation of formula. J. Nutr. **121**: 1536 - 1547.

Aronson WJ, Glaspy JA, Reddy ST, Reese D, Heber D, Bagga D (2001) Modulation of N3/N6 polyunsaturated ratios with dietary fish oils in men with prostate cancer. Urology **58**: 283 - 288.

Ashes JR, Gulati SK, Scott TW (1998) Utilization of n3 fatty acids in ruminants. World Rev. Nutr. Diet **83**: 223 - 234.

Atgie C, Gouic SL, Marti L, Hanoun N, Casteilla L, Penicaud L, Ambid L, Carpenne C (1998) Lipolytic and antilipolytic responses of the Siberian hamster (*Phodopus sungorus sungorus*) white adipocytes after weight loss induced by short photoperiod exposure. Comp. Biochem. Physiol. **119 A**: 503 - 510.

Axelrod L, Camuso J, Williams E, Kleinman K, Briones E, Schoenfeld D (1994) Effects of a small quantity of n3 fatty acids on cardiovascular risk factors in NIDDM. A randomized, prospective, double-blind, controlled study. Diab. Care **17**: 37 - 44.

Bagga D, Capone S, Wang HJ, Heber D, Lill M, Chap L, Glaspy JA (1997) Dietary modulation of n3/n6 polyunsaturated fatty acid ratios in patients with breast cancer. J. Natl. Cancer Inst. **89**: 1123 - 1131.

Bagga D, Anders KH, Wang HJ, Glaspy JA (2002) Long-chain n3-to-n6 polyunsaturated fatty acid ratios in breast adipose tissue from women with and without breast cancer. Nutr. Cancer **42**: 180 - 185.

Bakes MJ, Nichols PD (1995) Lipid, fatty acid and squalene composition of liver oil from six species of deep-sea sharks collected in southern australian waters. Comp. Biochem. Physiol. **110 B**: 267 - 275.

Baldus TJ, Mutchmor JA (1988) The effects of temperature acclimation on the fatty acid composition of the nerve cord and fat body of the american cockroach, *Periplaneta americana*. Comp. Biochem. Physiol. **89 A**: 141 - 147.

Banerjee I, Saha S, Dutta J (1992) Comparison of the Effects of Dietary Fish Oils with Different n3 Polyunsaturated Fatty Acid Compositions on Plasma and Liver Lipids in Rats. Lipids **27**: 425 - 428.

Baranska J, Wlodawer P (1969) Influence of temperature on the composition of fatty acids and on lipogenesis in frog tissue. Comp. Biochem. Physiol. **28**: 553 - 570.

Barber MD, Ross JA, Preston T, Shankin A, Fearon KC (1999) Fish oil-enriched nutritional supplement attenuates progression of the acute-phase response in weight-losing patients with advanced pancreatic cancer. J. Nutr. **129**: 1120 - 1125.

Barber MD, Ross JA, Voss AC, Tisdale MJ, Fearon KC (1999) The effect of an oral nutritional supplement enriched with fish oil on weight-loss in patients with pancreatic cancer. Br. J. Cancer **81**: 80 - 86.

Barboza PS, Hume ID (1992) Digestive tract morphology and digestion in the wombats (Marsupialia: Vombatidae). J. Comp. Physiol. **162 B**: 552 - 560.

Barclay W, Abril R, Abril P, Weaver C, Ashford A (1998) Production of docosahexaenoic acid from microalgae and its benefits for use in animal feeds. World Rev. Nutr. Diet **83**: 61 - 76.

Barlow JS (1964) Fatty acids in some insect and spider fats. Can. J. Biochem. **42/10**: 1365 - 1374.

Bartness TJ, Milner R, Geloan A, Trayhurn P (1991) Effects of high fat diets on hibernation and adipose tissue in Turkish hamsters. J. Comp. Physiol. **161 B**: 451 - 459.

Bartsch H, Nair J, Owen RW (1999) Dietary polyunsaturated fatty acids and cancer of the breast and colorectum: emerging evidence for their role as risk modifiers. Carcinogenesis **20**: 2209 - 2218.

Bauer JE (1997) Fatty acid metabolism in domestic cats (*Felis catus*) and cheetahs (*Acinonyx jubatus*). Proc. Nutr. Soc. **56**: 1013 - 1024.

- Bauer JE, Bigley KE, Dierenfeld ES (2000) Fatty acid metabolism in free ranging and captive rhinoceroses: Evidence for low delta-6 desaturase activities. J. Amer. Coll. Vet. Int. Med. **14**: 388.
- Bell JG, Tocher DR, McDonald FM, Sargent JR (1994) Effects of diet rich in linoleic (18:2n6) and α -linolenic (18:3n3) acids on the growth, lipid class and fatty acid composition and eicosanoid production in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.). Fish Physiol. Biochem. **13**: 105 - 118.
- Bibus DM, Stitt PA (1998) Metabolism of α -linolenic acid from flaxseed in dogs. World Rev. Nutr. Diet **83**: 186 - 198.
- Bieri JG, Prival EL (1965) Lipid composition of testes from various species. Comp. Biochem. Physiol. **15**: 275 - 282.
- Bittiner SB, Tucker WFG, Cartwright I, Bleehen SS (1988) A double-blind, randomised, placebo-controlled trial of fish oil in psoriasis. The Lancet **1**: 378 - 380.
- Bjerve KS, Fischer S, Wammer F, Egeland T (1989) α -linolenic acid and long-chain n3 fatty acid supplementation in three patients with n3 fatty acid deficiency; effect on lymphocyte function, plasma and red cell lipids, and prostanoid formation. Am. J. Clin. Nutr. **49**: 290 - 300.
- Bjorndal KA (1979) Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtle (*Chelonia mydas*). Comp. Biochem. Physiol. **63 A**: 127 - 133.
- Bjorndal KA, Bolten AB (1990) Digestive processing in a herbivorous freshwater turtle: Consequences of small-intestine fermentation. Physiol. Zool. **63**: 1232 - 1247.
- Blackford S, Wright S, Roberts DL (1991) Necrolytic migratory erythema without glucagonoma: the role of dietary essential fatty acids. Br. J. Derm. **125**: 460 - 462.
- Blaton V, Howard AN, Gresham GA, Vandamme D, Peeters H (1970) Lipid changes in the plasma lipoproteins of baboons given an atherogenic diet (Part 1). Atherosclerosis **11**: 497 - 507.
- Blesbois E, Lessire M, Grasseau I, Hallouis JM, Hermier D (1997) Effect of dietary fat on the fatty acid composition and fertilizing ability of fowl semen. Biol. Reprod. **56**: 1216 - 1220.
- Blesbois E, Douard V, Germain M, Boniface P, Pellet R (2004) Effects of n3 polyunsaturated dietary supplementation on the reproductive capacity of male turkeys. Theriogenol. **61**: 537 - 549.
- Blondheim SH, Horne T, Davidovich C, Kapitulnik J, Segal S, Kaufmann NA (1976) Unsaturated fatty acids in adipose tissue of Israeli Jews. Isr. J. Med. Sci. **12**: 658 - 661.
- Body DR, Reid B (1983) The lipid and amino acid composition of the kiwi (*Apteryx australis mantelli*) ratite eggs. J. Sci. Fd. Agric. **34**: 587 - 592.

Body DR, Newman DG (1989) The lipid composition of liver, lung and adipose tissue from tuatara (*Sphenodon punctatus*) (Reptilia: Sphenodontia). Comp. Biochem. Physiol. **93 B**: 223 - 227.

Bolgova OM, Shchurov IL (1987) Adaptive changes in fatty acid spectra in tissue lipids of wild and cultivated salmon *Salmo salar* during the parr-smolt period. Zhurnal Evolyutsionnoi Biokhimii i Fiziologii **23**: 211 - 215.

Borlongan IG, Benitez LV (1992) Lipid and fatty acid composition of milkfish (*Chanos chanos Forsskal*) grown in freshwater and seawater. Aquaculture **104**: 79 - 89.

Born F (1998) n3 Products: From research to retail. World Rev. Nutr. Diet **83**: 166 - 175.

Bottino NR (1977) Lipids of the antarctic sei whale (*Balaenoptera borealis*). Lipids **13**: 18 - 23.

Bougnoux P (1999) n3 polyunsaturated fatty acids and cancer. Curr. Opin. Clin. Nutr. Metab. Care **2**: 121 - 126.

Bouziane M, Prost J, Belleville J (1994) Changes in fatty acid composition of total serum and lipoprotein particles, in growing rats given protein-deficient diets with either hydrogenated coconut or salmon oils as fat source. Br. J. Nutr. **71**: 375 - 387.

Bower EB, Helms CW (1968) Seasonal variations in fatty acids of the slate-colored junco (*Junco hyemalis*). Physiol. Zool. **21**: 157 - 168.

Bozinovic F, Mendez MA (1997) Role of dietary fatty acids on energetics and torpor in the chilean mouse-opossum (*Thylamys elegans*). Comp. Biochem. Physiol. **116 A**: 101 - 104.

Bradshaw SA, O'Hara SCM, Corner EDS, Eglinton G (1990) Dietary lipid changes during herbivory and coprophagy by the marine invertebrate *Nereis diversicolor*. J. Mar. Biol. Ass. **70**: 771 - 787.

Broadhurst CL, Cunnane SC, Crawford MA (1998) Rift valley lake fish and shellfish provided brain-specific nutrition for early homo. Br. J. Nutr. **79**: 3 - 21.

Brockerhoff H, Hoyle RJ, Wolmark N (1966) Positional distribution of fatty acids in triglycerides of animal depot fats. Biochim. Biophys. Acta **116**: 67 - 72.

Brown IRF, White PT (1979) Serum electrolytes, lipids and cortisol in the african elephant (*Loxodonta africana*). Comp. Biochem. Physiol. **62 A**: 899 - 901.

Brown HG, Melton SL, Riemann MJ, Backus WR (1979) Effects of energy intake and feed source on chemical changes and flavor of ground beef during frozen storage. J. Anim. Sci. **48**: 338 - 347.

Brüggemann J, Drescher-Kaden U, Schubert R, Erbersdobler H, Giesecke D (1969) Comparative Study in reindeer and white-tailed deer of finland on rumen metabolism and fatty acids of adipose tissue. Inst. f. Tierphysiol. Ernährungsphysiol.: 290 - 296.

Budowski P, Crawford MA (1986) Effect of dietary linoleic and α -linolenic acids on the fatty acid composition of brain lipids in the young chick. Prog. Lipid Res. **25**: 615 - 618.

Budowski P, Leighfield MJ, Crawford MA (1987) Nutritional encephalomalacia in the chick: an exposure of the vulnerable period for cerebellar development and the possible need for both n6 and n3-fatty acids. Br. J. Nutr. **58**: 511 - 520.

Burgess JR, Stevens L, Zhang W, Peck L (2000) Long-chain polyunsaturated fatty acids in children with attention-deficit hyperactivity disorder. Am. J. Clin. Nutr. **71**: 327 - 330.

Burr GO, Burr MM (1929) A new deficiency disease produced by rigid exclusion of fat from the diet. J. Biol. Chem. **82**: 345 - 367.

Calder PC (1996a) Immunomodulatory and anti-inflammatory effects of n3 polyunsaturated fatty acids. Proc. Nutr. Soc. **55**: 737 - 774.

Calder PC (1996b) Effects of fatty acids and dietary lipids on the cells of the immune system. Proc. Nutr. Soc. **55**: 127 - 150.

Calder PC (2001) W 3 polyunsaturated fatty acids, Inflammation and immunity. World Rev. Nutr. Diet **88**: 109 - 116.

Caldwell LD (1973) Fatty acids of migrating birds. Comp. Biochem. Physiol. **44 B**: 493 - 497.

Caldwell MD, Johnsson HT, Othersen HB (1972) Essential fatty acid deficiency in an infant receiving prolonged parental alimentation. J. Pediatr. **81**: 894 - 898.

Cambero MI, Hoz Ldl, Sanz B, Ordonez JA (1991a) Lipid and fatty acid composition of rabbit meat: Part 1 - Apolar fraction. Meat Sci. **29**: 153 - 166.

Cambero MI, Hoz Ldl, Sanz B, Ordonez JA (1991b) Lipid and fatty acid composition of rabbit meat: Part 2 - Phospholipids. Meat Sci. **29**: 167 - 176.

Campbell KL (1995) Fatty acid supplements in dermatology. Am. Coll. Vet. Int. Med. **13 th Vet. Med. Forum**: 40 - 45.

Campbell JM, Fahey GC, Lichtensteiger CA, Demichele SJ, Garleb KA (1997) An enteral formula containing fish oil, indigestible oligosaccharides, gum arabic and antioxidant affects plasma and colonic phospholipid fatty acid and prostaglandin profiles in pigs. J. Nutr. **127**: 137 - 145.

Carlson SE, Werkman SH (1996) A randomized trial of visual attention of preterm infants fed docosahexaenoic acid until two months. Lipids **31**: 85 - 90.

Carlson SE, Werkman SH, Rhodes PG, Tolley EA (1993) Visual-acuity development in healthy preterm infants: effect of marine-oil supplementation. Am. J. Clin. Nutr. **58**: 35 - 42.

Carney JA, Walker BL (1971) Metabolism of 1-14 C-linoleic acid in the vitamin E deficient rat testis. Nutr. Rep. Intl. **4/2**: 103 - 109.

Cartland-Shaw JK, Cree A, Skeaff CM, Grimmond NM (1998) Differences in dietary and plasma fatty acids between wild and captive populations of a rare reptile, the tuatara (*Sphenodon punctatus*). Comp. Biochem. Physiol. **168 B**: 569 - 580.

Castillon MP, Jimenez C, Catalan RE, Municio AM (1971) Biochemistry of the development of the fly (*Ceratitis capitata*): Evolution of fatty acids of individual phospholipids. Insect Biochem. **1**: 309 - 315.

Cenedella RJ (1971) The lipids of the female monarch butterfly (*Danaus plexippus*), during fall migration. Insect Biochem. **1**: 244 - 247.

Cerolini S, Kelso KA, Noble RC, Speake BK, Pizzi F, Cavalchini LG (1997) Relationship between spermatozoan lipid composition and fertility during aging of chickens. Biol. Reprod. **57**: 976 - 980.

Chamberlain JG (1996) The possible role of long-chain N3 fatty acids in human brain phylogeny. Persp. Biol. Med. **39**: 436 - 445.

Chamberlain NR, Imanoe B (1996) Genetic regulation of fatty acid modifying enzyme from *Staphylococcus aureus*. J. Med. Microbiol. **44**: 125 - 129.

Chamberlain J, Nelson G, Milton K (1993) Fatty acid profiles of major food sources of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the neotropics. Experientia **49**: 820 - 823.

Chanmugam P, Boudreau M, Hwang DH (1986) Differences in the w 3 fatty acid contents in pond-reared and wild fish and shellfish. J. Food Sci. **51**: 1556 - 1557.

Charnock JS, Poletti VM (1994) Dietary lipids and adipose tissue fatty acids in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). Comp. Biochem. Physiol. **108 A**: 445 - 449.

Charnock JS, Abeywardena MW, McLennan PL (1989) Tissue specific differences in the fatty acid composition of the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). Comp. Biochem. Physiol. **92 A**: 299 - 304.

Charnock JS, Abeywardena MY, Poletti VM, McLennan PL (1992) Differences in fatty acid composition of various tissues of the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*) after different lipid supplemented diets. Comp. Biochem. Physiol. **101 A**: 387 - 393.

Cherian G, Sim JS (1995) Dietary α -linolenic acid alters the fatty acid composition of lipid classes in swine tissue. J. Agric. Food Chem. **43**: 2911 - 2916.

Christensen O, Christensen E (1988) Fat consumption and schizophrenia. Acta Psychiatr. Scand. **78**: 587 - 591.

Christie WW (1981) Lipid metabolism in ruminant animals. Pergamon press, London: 1 - 460.

Christie WW, Moore JH (1972a) The lipid components of the plasma, liver and ovarian follicles in the domestic chicken (*Gallus gallus*). Comp. Biochem. Physiol. **41 B**: 287 - 295.

Christie WW, Moore JH (1972b) The lipid composition and triglyceride structure of eggs from several avian species. Comp. Biochem. Physiol. **41 B**: 297 - 306.

Clark SB, Tercyak AM, Glander KE (1987) Plasma lipoproteins of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*). Comp. Biochem. Physiol. **88 B**: 729 - 735.

Clauss M, Ghebremeskel K (2001) N6 and n3 polyunsaturated fatty acids in the nutrition of wild animals. In: Schwammer H. M., Foose T. J., Fouraker M., Olson D. (Hrsg.) A research update on elephants and rhinos. Proceedings of the International Elephant and Rhino Research Symposium, Vienna, June 7-11, 2001. Schöling Verlag, Münster: 252 - 253.

Clauss, M.; Lechner-Doll, M. (2001) Differences in selective reticulo-ruminal particle retention as a key factor in ruminant diversification. *Oecologia* **129**: 321-327.

Clauss M, Flach EJ, Ghebremeskel K, Tack C, Hatt J-M (2000) Supplementing the diet of captive giraffe (*Giraffa camelopardalis*) with linseed extraction chips. In: Njiboer J., Hatt J.-M., Kaumanns W., Beijnen A., und Ganslosser U. (Hrsg.) Zoo Animal Nutrition. Filander, Fürth: 271 - 279.

Clauss M, Wang Y, Ghebremeskel K, Lendl CE, Streich WJ (2003) Plasma and erythrocyte fatty acids in captive Asian (*Elephas maximus*) and African (*Loxodonta africana*) elephants. Vet. Rec. **153**: 54 - 58.

Cmelik SHW, Ley H (1977) A further contribution to the knowledge of the blood lipid fraction from the african elephant (*Loxodonta Africana*). Comp. Biochem. Physiol. **58 B**: 205 - 209.

Cobos A, Hoz Ldl, Cambero MI, Ordonez JA (1995) Chemical and fatty acid composition of meat from spanish wild rabbits and hares. Z. Lebensm. Unters. Forsch **200**: 182 - 185.

Cochet N, Georges B, Meister R, Florant GL, Barre H (1999) White adipose tissue fatty acids of alpine marmots during their yearly cycle. Lipids **34**: 275 - 281.

Cockburn F (1998) Nutrition and metabolism in mother and infant. In: Kurjak A (Hrsg) Textbook of perinatal medicine. Parthenon Publishing Group, New York, **1**: 853 - 859.

Colby RH, Mattacks CA, Pond CM (1993) The gross anatomy, cellular structure and fatty acid composition of adipose tissue in captive polar bears (*Ursus maritimus*). Zoo Biol. **12**: 267 - 275.

Connor WE, Lin DS, Colvis C (1996) Different mobilization of fatty acids from adipose tissue. J. Lipid Res. **37**: 290 - 298.

- Connor WE, Weleber RG, DeFrancesco C, Lin DS, Wolf DP (1997) Sperm abnormalities in retinitis pigmentosa. Inv. Ophthalm. Vis. Sci. **38**: 2619 - 2628.
- Conway CJ, Eddleman WR, Simpson KL (1994) Seasonal changes in fatty acid composition of the wood thrush. Condor **96**: 791 - 794.
- Cordain L, Miller JB, Eaton SB, Mann N, Holt SHA, Speth JD (2000) Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherers diets. Am. J. Clin. Nutr. **71**: 682 - 692.
- Cordain L, Watkins BA, Florant GL, Kelher M, Rogers L, Li Y (2002) Fatty acid analysis of wild ruminant tissues: evolutionary implications for reducing diet-related chronic disease. J. Clin. Nutr. **56**: 181 - 191.
- Couture P, Hulbert AJ (1995) Membrane fatty acid composition of tissues is related to body mass of mammals. J. Membr. Biol. **148**: 27 - 39.
- Crawford MA (1968a) Essential fatty acids and atheroma. Lancet **1**: 1358 - 1359.
- Crawford MA (1968b) Fatty-acid ratios in free-living and domestic animals. Lancet **1**: 1329 - 1333.
- Crawford MA (1993) The role of essential fatty acids in neural development: implications for perinatal nutrition. Am. J. Clin. Nutr. **57**: 703 - 710.
- Crawford MA (2000) Commentary on the workshop statement. Prostaglandines, Leukotrienes and Essential Fatty Acids **63**: 131 - 134.
- Crawford MA, Woodford MH (1971) Fatty acid composition in liver, aorta, skeletal and heart muscle of two free-living ruminants. Int. J. Biochem. **2**: 493 - 496.
- Crawford MA, Crawford SM (1972) What we eat today. Neville Spearman, London.
- Crawford MA, Stevens PA (1981) Essential fatty acids, diet and heart disease. in: New trends in nutrition, lipid research and cardiovascular diseases, Publisher: AR Liss: 217 - 228.
- Crawford M, Marsh D (1989) The Driving Force. Harper und Row, Publishers.
- Crawford MA, Gale MM, Woodford MH (1969) Linoleic acid and linolenic acid elongation products in muscle tissue of *Syncerus caffer* and other ruminant species. Biochem. J. **115**: 25 - 27.
- Crawford MA, Gale MM, Woodford MH (1970) Muscle and adipose tissue lipids of the warthog (*Phacochoerus aethiopicus*). Int. J. Biochem. **1**: 654 - 658.
- Crawford MA, Casperd NM, Sinclair AJ (1976) The long chain metabolites of linoleic and linolenic acids in liver and brain in herbivores and carnivores. Comp. Biochem. Physiol. **54 B**: 395 - 401.

Crawford MA, Hare WR, Whitehouse DB (1984) Nutrient partitioning in domesticated and non-domesticated animals. in: *Fats in Animal Nutrition*, Hrsg: J. Wiseman, University of Nottingham School of Agriculture: 471 - 479.

Crawford MA, Williams G, Hassam AG (1986) Do developmental periods of high demand outstrip the rate of desaturation? A reduction in milk arachidonic acid with successive, short birth intervals. Prog. Lipid Res. **25**: 413 - 415.

Crawford MA, Gale MM, Woodford MH, Casped NM (1970) Comparative studies on the fatty acid composition of wild and domestic meat. Int. J. Biochem. **1**: 295 - 305.

Crawford MA, Budowski P, Drury P, Ghebremeskel K, Harbige L, Leighfield M, Phylactos A, Williams G (1991) The nutritional contribution to bovine spongiform encephalopathy. Nutr. Health **7**: 61 - 68.

Crawford MA, Bloom M, Broadhurst CL, Schmidt WF, Cunnane SC, Galli C, Ghebremeskel K, Linseisen F, Lloyd-Smith J, Parkington J (1999) Evidence for the unique function of docosahexaenoic acid during the evolution of the modern hominid brain. Lipids **34**: 39 - 47.

Crawford MA, Bloom M, Cunnane S, Holmsen H, Ghebremeskel K, Parkington J, Schmidt W, Sinclair AJ, Broadhurst CL (2001) Docosahexaenoic acid and cerebral evolution. World Rev. Nutr. Diet **88**: 6 - 17.

Crews C, Hough P, Godward J, Brereton P, Lees M, Guiet S, Winkelmann W (2005) Study of the main constituents of some authentic hazelnut oils. J. Agric. Food Chem. **53**: 4843 - 4852.

Crews C, Hough P, Godward J, Brereton P, Lees M, Guiet S, Winkelmann W (2005) Study of the main constituents of some authentic walnut oils. J. Agric. Food Chem. **53**: 4853 - 4860.

Crissey SD, Slifka KA, Lintzenich BA (1999) Whole body cholesterol, fat, and fatty acid concentrations of mice (*Mus domesticus*) used as a food source. J. Zoo Wildl. Med. **30**: 222 - 227.

Crozier G, Turini M (1997) Lipids in the prevention of stroke. In: Guesry P, Hennerici M, Sitzler G (Hrsg) *Nutrition and Stroke*. Raven Publishers, Philadelphia, S. 45 - 85.

Culkin F, Morris RJ (1970) The fatty acids of some marine teleosts. J. Fish Biol. **2**: 107 - 112.

Cunnane SC, Horrobin DF, Manku MS (1984) Essential fatty acids in tissue phospholipids and triglycerides of the zinc-deficient rat. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **177**: 441 - 446.

Dadd RH (1980) Essential fatty acids for the mosquito (*Culex pipiens*). J. Nutr. **110**: 1152 - 1160.

Dadd RH, Kleinjan JE, Stanley-Samuelson DW (1987) Polyunsaturated fatty acids of mosquitos reared with single dietary polyunsaturates. Insect Biochem. **17**: 7 - 16.

Dahl TM, Lydersen C, Kovacs KM, Falk-Petersen S, Sargent J, Gjertz I, Gulliksen B (2000) Fatty acid composition of the blubber in white whales (*Delphinapterus leucas*). Polar Biol. **23**: 401 - 409.

Daniel ZCTR, Wynn RJ, Salter AM, Buttery PJ (2004) Differing effects of forage and concentrate diets on the oleic acid and conjugated linoleic acid content of sheep tissue: the role of stearyl-CoA desaturase. J. Anim. Sci. **82**: 747 - 758.

Davenport GM, Reinhart GA (2000) The impact of nutrition on skin and hair coat. in: Recent advances in Canine and Feline Nutrition Vol III, 2000 IAMS Nutrition Sympos. Proceedings Hrsg: G. A. Reinhart, D. P. Carey: 3 - 21.

Davidson BC, Morsbach D, Cantrill RC (1986) The fatty acid composition of the liver and brain of southern african cheetahs. Prog. Lipid Res. **25**: 97 - 99.

Davis DE, McCarthy RD (1965) Major fatty acids in blood serum and adipose tissue of woodchucks (*Marmota monax*). BioScience, S. 749 - 750.

Delion S, Chalon S, Herault J, Guilloteau D, Besnard J, Durand G (1994) Chronic dietary α -linolenic acid deficiency alters dopaminergic and serotonergic neurotransmission in rats. J. Nutr. **124**: 2466 - 2476.

Demmelmaier H, Sauerwald T, Fidler N, Baumheuer M, Koletzko B (2001) Polyunsaturated fatty acid metabolism during lactation. World Rev. Nutr. Diet **88**: 184 - 189.

Diebold EN, Branch S, Henry L (1999) Management of penguin populations in north american zoos and aquariums. Marine Ornithol. **27**: 171 - 176.

Dierenfeld ES, Frank CL (1998) Fatty acid composition of white adipose tissue in captive rhinoceros. Proc AAZV/AAWV: 508 - 509.

Dierenfeld ES, Barker D, McNamara TS, Walberg JA, Furr HC (1995) Vitamin A and insectivore nutrition. Verh. ber. Erkrq. Zootiere **37**.

Dillman JS, Carr WR (1970) Observations on arteriosclerosis, serum cholesterol and serum electrolytes in the wild african elephant (*Loxodonta africana*). J. Comp. Path. **80**: 81 - 87.

Doreau M, Ferlay A (1994) Digestion and utilisation of fatty acids by ruminants. Anim. Feed Sci. Technol. **45**: 379 - 396.

Downs LG, Crispin SM, LeGrand-Defretin V, Perez-Camargo G, McCappin T, Bolton CH (1997) The effect of dietary changes on plasma lipids and lipoproteins of six labrador retrievers. Res. Vet. Sci.: 175 - 181.

Duckett SK, Wagner DG, Yates LD, Dolezal HG, May SG (1993) Effects of time on feed on beef nutrient composition. J. Anim. Sci. **71**: 2079 - 2088.

Duncan WRH, Garton GA (1967) The fatty acid composition and intramolecular structure of triglycerides derived from different sites in the body of the sheep. J. Sci. Ed. Agric. **18**: 99 - 102.

Duncan WRH, Garton GA (1968) The fatty acid composition and intramolecular structure of triglycerides from adipose tissue of the hippopotamus and the african elephant. Comp. Biochem. Physiol. **25**: 319 - 325.

Dunning JB (1992) Handbook of avian body masses. CRC press, Boca Raton.

Dyerberg J, Bang HO (1979) Lipid metabolism, atherogenesis, and haemostasis in eskimos: the role of the prostaglandin₃ family. Haemostasis **8**: 227 - 233.

Dyerberg J, Bang HO, Hjörne N (1975) Fatty acid composition of the plasma lipids in greenland eskimos. Am. J. Clin. Nutr. **28**: 958 - 966.

Dyerberg J, Bang HO, Stoffersen E, Moncada S, Vane JR (1978) Eicosapentaenoic acid and prevention of thrombosis and atherosclerosis? Lancet: 117 - 119.

Eaton SB, III SBE, Konner MJ (1997) Paleolithic nutrition revisited: A twelve-year retrospective on its nature and implications. Eur. J. Clin. Nutr. **51**: 207 - 216.

Eaton SB, III SBE, Sinclair AJ, Cordain L, Mann NJ (1998) Dietary intake of long-chain polyunsaturated fatty acids in the paleolithic. World Rev. Nutr. Diet **83**: 12 - 23.

Eder K, Kirchgessner M (1998) Vitamin E status and tissue fatty acid composition in rats fed a moderately oxidized soybean oil at low or high vitamin E supply. Anim. Nutr. **79**: 80 - 91.

Eder K, Kirchgessner M, Kralik A (1996) The effect of trace element deficiency (Iron, copper, zinc, manganese, and selenium) on hepatic fatty acid composition in the rat. Trace elem. electr. **13**: 1 - 6.

Egeler O, Williams TD (2000) Seasonal, age, and sex-related variation in fatty acid composition of depot fat in relation to migration of western sandpipers. Auk. **117**: 110 - 119.

Eichhorn JM, Coleman LJ, Wakayama EJ, Blomquist GJ, Bailey CM, Jenkins TG (1986) Effects of breed type and restricted versus ad libitum feeding on fatty acid composition and cholesterol content of muscle and adipose tissue from mature bovine females. J. Anim. Sci. **63**: 781 - 794.

Eloff AK, Van Hoven W (1980) Intestinal protozoa of the african elephant. S. Afr. J. Zool. **15**: 83 - 90.

Elswyk MEV, Hatch SD, Stella GG, Mayo PK, Kubena KS (1998) Poultry-based alternatives for enhancing the n₃ fatty acid content of american diets. World Rev. Nutr. Diet **83**: 102 - 115.

Emata AC, Ogata HY, Garibay ES, Furuita H (2003) Advanced broodstock diets for the mangrove red snapper and a potential importance of arachidonic acid in eggs and fry. Fish. Physiol. Biochem. **28**: 489 - 491.

Emmanuel B (1981) Fatty acid synthesis in Camel (*Camelus dromedarius*) and Sheep (*Ovis aries*) tail fat. Comp. Biochem. Physiol. **68 B**: 551 - 554.

Emmanuel B, Nahapetian A (1980) Fatty acid composition of depot fat and rumen wall of the Camel (*Camelus dromedarius*). Comp. Biochem. Physiol. **67 B**: 701 - 704.

Endelberg H (1992) Low cholesterol and suicide. Lancet **339**: 727 - 729.

Enser M, Hallett KG, Hewett B, Fursey GAJ, Wood JD, Harrington G (1998) Fatty acid content and composition of UK beef and lamb muscle in relation to production system and implications for human nutrition. Meat Sci. **49**: 329 - 341.

Eritsland J, Arnesen H, Seljeflot I, Hostmark AT (1994) Long-term metabolic effects of n3 polyunsaturated fatty acids in patients with coronary artery disease. Am. J. Clin. Nutr. **61**: 831 - 836.

Espinoza JL, Ramirez-Godinez JA, Jimenez JA, Flores A (1995) Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive activity in beef cows and growth of calves. J. Anim. Sci. **73**: 2888 - 2892.

Evrard E, Bosch Jvd, Jossens JV, Sommer Pd (1962) Fatty acid composition of plasma lipids of normal, triton-treated and cholesterol-fed rabbits. Am. J. Clin. Nutr. **10**: 240 - 249.

Ewing WG, Studier EH, O'Farrell MJ (1970) Autumn fat deposition and gross body composition in three species of myotis. Comp. Biochem. Physiol. **36**: 119 - 129.

Eybel CE, Simon RG (1969) Fatty acid composition of the neutral lipids and individual phospholipids of muscle of cold-stressed arctic mice. Lipids **5**: 590 - 596.

Falkenstein F, Körtner G, Watson K, Geiser F (2001) Dietary fats and body lipid composition in relation to hibernation in free-ranging echidnas. J. Comp. Physiol. **171 B**: 189 - 194.

Farquhar JW, Insull W, Rosen P, Stoffel W, Ahrens EH (1959) The analysis of fatty acid mixtures by gas-liquid chromatography. Nutr. Rev. Suppl. **17**: 1 - 30.

Farquharson J, Cockburn F, Patrick WA, Jamieson EC, Logan RW (1992) Infant cerebral cortex phospholipid fatty-acid composition and diet. Lancet **340**: 810 - 813.

Fast PG (1966) A comparative study of the phospholipids and fatty acids of some insects. Lipids **1**: 209 - 215.

Fawzi M, Osman H, Schmidt GH (1961) Analyse der Körperfette von imaginalen Wanderheuschrecken der Art *Locusta migratoria migratorioides* L. (Orth.). Biochem. Z. **334**: 441 - 450.

Fayard JM, Timouyasse L, Guesnet P, Durand G, Pascal G, Laugier C (1992) Dietary a-linolenic acid deficiency and early uterine development in female rats. J. Nutr. **122**: 1529 - 1535.

Fenton WS, Hibbeln JR, Knable M (2000) Essential fatty acids, lipid membrane abnormalities, and the diagnosis and treatment of schizophrenia. Biol. Psychiatry **47**: 8 - 21.

Fernandez E, Chatenoud L, Veccia CL, Negri E, Franceschi S (1999) Fish consumption and cancer risk. Am. J. Clin. Nutr. **70**: 85 - 90.

Fiennes RNTW, Sinclair AJ, Crawford MA (1973) Essential fatty acid studies in primates; Linolenic acid requirements of capuchins. J. Med. Prim. **2**: 155 - 169.

Fietz J, Tataruch F, Dausmann KH, Ganzhorn JU (2003) White adipose tissue composition in the free-ranging fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*; Primates), a tropical hibernator. J. Comp. Physiol. **173 B**: 1 - 10.

Fitch CD, Dinning JS, Witting LA, Horwitt KK (1961) Influence of dietary fat on the fatty acid composition of monkey erythrocytes. J. Nutr. **75**: 409 - 413.

Florant GL (1998) Lipid metabolism in hibernators: The importance of essential fatty acids. Amer. Zool. **38**: 331 - 340.

Florant GL, Nuttle LC, Mullinex DE, Rintoul DA (1990) Plasma and white adipose tissue lipid composition in marmosets. Am. J. Physiol. **258**: 1123 - 1131.

Folch J, Lees M, Stanley GHS (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. J. Biol. Chem. **226**: 497 - 509.

Foley RA, Lee PC (1991) Ecology and energetics of encephalization in hominid evolution. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. **29**: 223 - 231.

Folk GE (1980) Protein and fat metabolism during mammalian hypophagia and hibernation. Fed. Proc. **39**: 2953 - 2979.

Ford GL, Fogerty AC (1982) The fatty acids of kangaroo and wallaby meat. CSIRO Food Res. Q. **42**: 57 - 60.

Fowkes FGR, Leng GC, Donnan PT, Deary IJ, Riemersma RA, Housley E (1992) Serum cholesterol, triglycerides and aggression in the general population. Lancet **340**: 995 - 998.

Frank CL (1991) Adaptations for hibernation in the depot fats of a ground squirrel (*Spermophilus beldingi*). Can. J. Zool. **69**: 2707 - 2711.

Frank CL (1992) The influence of dietary fatty acids on hibernation by golden-mantled ground squirrels (*Spermophilus lateralis*). Physiol. Zool. **65**: 906 - 920.

- Frank CL, Storey KB (1995) The optimal depot fat composition for hibernation by golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*). J. Comp. Physiol. **164 B**: 536 - 542.
- Frank CL, Dierenfeld ES, Storey KB (1998) The relationship between lipid peroxidation, hibernation, and food selection in mammals. Amer. Zool. **38**: 341 - 349.
- Frankel TL, Rivers JPW (1978) The nutritional and metabolic impact of gamma-linolenic acid (18:3n6) on cats deprived of animal lipid. Br. J. Nutr. **39**: 227 - 231.
- Fraser AJ, Sargent JR, Gamble JC (1989) Lipid class and fatty acid composition of *Calanus finmarchius* (Gunnerus), *Pseudocalanus* sp. and *Temora longicornis* Muller from a nutrient-enriched seawater enclosure. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **130**: 81 - 92.
- Fredheim B, Holen S, Ugland KI, Grahl-Nielsen O (1995) Fatty acid composition in blubber, heart and brain from phocid seals. Elsevier Sci. **1995**: 153 - 168.
- French P, Stanton C, Lawless F, O'Riordan EG, Monahan FJ, Caffrey PJ, Moloney AP (2000) Fatty acid composition, including conjugated linoleic acid, of intramuscular fat from steers offered grazed grass, grass silage, or concentrate-based diets. J. Anim. Sci. **78**: 2849 - 2855.
- Fricke H, Gercken G, Schreiber W, Oehlenschläger J (1984) Lipid sterol and fatty acid composition of antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Lipids **19**: 821 - 827.
- Friedberg CE, Janssen MJFM, Heine RJ, Grobbee DE (1998) Fish oil and glycemic control in diabetes. Diab. Care **21**: 494 - 500.
- Futtner JH, Shorland FB (1957) Studies on the composition of lipids of the rabbit. Bioch. **65**: 689 - 693.
- Gamoh S, Hashimoto M, Sugioka K, Hossain MS, Hata N, Misawa Y, Masumura S (1999) Chronic administration of docosahexaenoic acid improves reference memory-related learning ability in young rats. Neuroscience **93**: 237 - 241.
- Garton GA (1960) Lipid metabolism in herbivorous animals. Nutr. Abstr. Rev. **30**: 1 - 16.
- Garton GA, Duncan WRH (1971) Fatty acid composition and intramolecular structure of triglycerides from Adipose tissue of the Red Deer and the Reindeer. J. Sci. Fd. Agric. **22**: 29 - 33.
- Garton GA, Duncan WRH, McEwan EH (1971) Composition of adipose tissue triglycerides of the elk (*Cervus canadensis*), caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*), moose (*Alces alces*), and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). Can. J. Zool. **49**: 1159 - 1162.
- Gaskin DE (1978) Form and function tract and associated organs in cetacea, with a consideration of metabolic rates and specific energy budgets. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev **16**: 313 - 345.

Geiser F (1991) The effect of unsaturated and saturated dietary lipids on the pattern of daily torpor and the fatty acid composition of tissues and membranes of the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*). J. Comp. Physiol. **161 B**: 590 - 597.

Geiser F, Kenagy GJ (1987) Polyunsaturated lipid diet lengthens torpor and reduces body temperature in a hibernator. Am. Physiol. Soc. **252**: 897 - 901.

Geiser F, Kenagy GJ (1993) Dietary fats and torpor patterns in hibernating ground squirrels. Can. J. Zool. **71**: 1182 - 1186.

Geiser F, Learmonth RP (1994) Dietary fats, selected body temperature and tissue fatty acid composition of agamid lizards (*Amphibolurus nuchalis*). J. Comp. Physiol. **164 B**: 55 - 61.

Geiser F, Heldmaier G (1995) The impact of dietary fats, photoperiod, temperature and season on morphological variables, torpor patterns, and brown adipose tissue fatty acid composition of hamsters (*Phodopus sungorus*). J. Comp. Physiol. **165 B**: 406 - 415.

Geiser F, Stahl B, Learmonth RP (1992) The effect of dietary fatty acids on the pattern of torpor in a marsupial. Physiol. Zool. **65**: 1236 - 1245.

Geiser F, McAllan BM, Kenagy GJ (1994) The degree of dietary fatty acid unsaturation affects torpor patterns and lipid composition of a hibernator. J. Comp. Physiol. **164 B**: 299 - 305.

Ghebremeskel K, Harbige LS, Williams G, Crawford MA, Hawkey C (1991) The effect of dietary change on in vitro erythrocyte haemolysis, skin lesions and alopecia in common marmosets (*Callithrix jacchus*). Comp. Biochem. Physiol. **100 A**: 891 - 896.

Ghebremeskel K, Williams G, Brett RA, Burek R, Harbige LS (1991) Nutrient composition of plants most favoured by black rhinoceros (*Diceros bicornis*) in the wild. Comp. Biochem. Physiol. **98 A**: 529 - 534.

Ghebremeskel K, Leighfield M, Leaf A, Costeloe K, Crawford MA (1995) Fatty acid composition of plasma and red cell phospholipids of preterm babies fed on breast milk and formula. Eur. J. Pediatr. **154**: 46 - 52.

Ghebremeskel K, Min Y, Crawford MA, Nam J-H, Kim A, Koo J-N, Suzuki H (2000) Blood fatty acid composition of pregnant and nonpregnant Korean women: red cells may act as a reservoir of arachidonic acid and docosahexaenoic acid for utilization by the developing fetus. Lipids **35**: 567 - 574.

Ghebremeskel K, Crawford MA, Lowy C, Min Y, Thomas B, Golfetto I, Bitsanis D, Costeloe K (2000) Arachidonic and docosahexaenoic acids are strongly associated in maternal and neonatal blood. Eur. J. Clin. Nutr. **54**: 50 - 56.

Gibson RA, Makrides M (1996a) Early fatty acid supply and mental development. Long-term consequences of early feeding **36**: 19 - 31.

Gibson RA, Neumann MA, Makrides M (1996b) Effect of dietary docosahexaenoic acid on brain composition and neural function in term infants. Lipids **31**: 177 - 179.

GISSI (1999) Dietary supplementation with n3 polyunsaturated fatty acids and vitamin E after myocardial infarction: results of the GISSI-Prevenzione trial. Lancet **354**: 447 - 455.

Glass RL, Troolin HA, Jeness R (1967) Coöperative Biochemical Studies of Milks IV. Constituent fatty acids of milk fats. Comp. Biochem. Physiol. **22**: 415 - 425.

Gogos CA, Ginopoulos P, Salsa B, Apostolidou E, Zoumbos NC, Kalfarentzos F (1998) Dietary N3 polyunsaturated fatty acids plus vitamin E restore immunodeficiency and prolong survival for severely ill patients with generalized malignancy. Cancer **82**: 395 - 402.

Grahl-Nielsen O, Mjaavatten O (1991) Dietary influence on fatty acid composition of blubber fat of seals as determined by biopsy: a multivariate approach. Mar. Biol. **110**: 59 - 64.

Grahl-Nielsen O, Mjaavatten O (1995) Marine mammalian fatty acids: a source of information. Elsevier Sci. **1995**: 141 - 152.

Grant JB, Brown DL, Dierenfeld ES (2002) Essential fatty acid profiles differ across diets and browse of black rhinoceros. J. Wildl. Dis. **38**: 132 - 142.

Griffiths M, McIntosh DL, Leckie RMC (1972) The mammary glands of the red kangaroo with observations on the fatty acid components of the milk triglycerides. J. Zool., Lond. **166**: 265 - 275.

Grompone MA, Sienra B, Quilez JL (1990) Fatty acid composition of fats from the uruguayan fur seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann). Mar. Mamm. Sci. **6 / 1**: 48 - 53.

Grzimek BH (1967) Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreiches. DTV, München.

Gudbjarnason S, Doell B, Oskardottir G, Hallgrímsson J (1978) Modification of cardiac phospholipids and catecholamine stress tolerance. In: de Duve C, Hayaishi O (Hrsg) Tocopherol, oxygen and biomembranes. Elsevier, Amsterdam, S. 297 - 310.

Guitart R, Silvestre AM, Guerrero X, Mateo R (1999) Comparative study on the fatty acid composition of two marine vertebrates: striped dolphins and loggerhead turtles. Comp. Biochem. Physiol. **124 B**: 439 - 443.

Gulaya NM, Margitich VM, Govseeva NM, Klimashevsky VM, Gorpynchenko II, Boyko MI (2001) Phospholipid composition of human sperm and seminal plasma in relation to sperm fertility. Arch. Androl. **46**: 169 - 175.

Gunstone FD (1955a) The component acids of chimpanzee fat. Biochem. J. **59**: 454 - 455.

Gunstone FD (1955b) The component acids of tiger fat and of puma fat. Biochem. J. **59**: 455 - 458.

Gunstone FD, Paton RP (1952) The component acids of python fat. Biochem. J. **54**: 621 - 625.

Gunstone FD, Paton RP (1953) The component acids of deer fat and of camel fat. J. Biochem. **54**: 617 - 621.

Gunstone FD, Russell WC (1954a) The component acids of crocodile fat. Biochem. J. **57**: 462 - 465.

Gunstone FD, Russel WC (1954b) The component acids of ostrich fat. Biochem. J. **57**: 459 - 461.

Gupta SS, Hilditch TP (1951) The Component Acids and Triglycerides of a Horse Mesenteric Fat. Biochem. J. **48**: 137 - 146.

Hackenberger MK (1987) Diet digestibilities and ingesta transit times of captive asian and african elephants. MS Thesis, Univ. of Guelph, Guelph, Canada.

Hadley NF, Christie WW (1974) The lipid composition and triglyceride structure of eggs and fat bodies of the lizard (*Sceloporus jarrovi*). Comp. Biochem. Physiol. **48 B**: 275 - 284.

Hagen W, Kattner G, Terbrüggen A, Vleet ESV (2001) Lipid metabolism of the antarctic krill (*Euphausia superba*) and its ecological implications. Mar. Biol. **139**: 95 - 104.

Hall JA, Wander RC, Gradin JL, Du S, Jewell DE (1999) Effects of dietary n6-to-n3 ratio on complete blood and total white blood cell counts, and T-cell subpopulations in aged dogs. Am. J. Vet. Res. **60/3**: 319 - 327.

Halle I, Eulenberger K, Bernhard A (1995) Zum Versorgungsstatus der Feliden mit mehrfach ungesättigten Fettsäuren. Verh. Ber. Erkr. Zootiere **37**: 237 - 244.

Halliwell KJ, Fielding BA, Samra JS, Humphreys SM, Frayn KN (1996) Release of individual fatty acids from human adipose tissue in vivo after an overnight fast. J. Lipid Res. **37**: 1842 - 1848.

Hamazaki T, Urakaze M, Sawazaki S, Yamazaki K, Taki H, Yano S (1988) Comparison of pulse wave velocity of the aorta between inhabitants of fishing and farming villages in Japan. Atherosclerosis **73**: 157 - 160.

Hamazaki T, Sawazaki S, Itomura M, Asaoka E, Nagao Y, Nishimura N, Yazawa K, Kuwamori T, Kobayashi M (1996) The effect of docosahexaenoic acid on aggression in young adults. J. Clin. Invest. **97**: 1129 - 1133.

Hamazaki T, Sawazaki S, Itomura M, Nagao Y, Thienprasert A, Nagasawa T, Watanabe S (2001) Effect of docosahexaenoic acid on hostility. World Rev. Nutr. Diet **88**: 47 - 52.

Hansel M, Rao KS, Matsuoka T, Rali T, Burrows I, Huber ME (1993) The distribution of fatty acids in flesh and liver of papua new guinean fish. Comp. Biochem. Physiol. **106 B**: 655 - 658.

Hansen IA, Cheah CC (1969) Related dietary and tissue lipids of the sperm whale. Comp. Biochem. Physiol. **31**: 757 - 761.

Hansen AE, Wiese HF, Boelsche AN, Haggard ME, Adams DJD, Davies H (1963) Role of linoleic acid in infant nutrition: Clinical and chemical study of 428 infants fed on milk mixtures varying in kind and amount of fat. Pediatr. **31**: 171 - 192.

Hanson BJ, Cummins KW, Cargill AS, Lowry RR (1985) Lipid content, fatty acid composition, and the effect of diet on fats of aquatic insects. Comp. Biochem. Physiol. **80 B**: 257 - 276.

Harbige LS, Ghebremeskel K, Williams G, Crawford MA (1992) Hepatic fatty acids in wild rockhopper (*Eudyptes crestatus*) and magellanic (*Spheniscus magellanicus*) penguins before and after moulting. Zool. Sci. **9**: 315 - 320.

Hardman WE (2004) n3 fatty acids and cancer therapy. J. Nutr. **134**: 3127 - 3130.

Harfoot CG (1978) Lipid metabolism in the rumen. Prog. Lipid Res. **17**: 21 - 54.

Harlow HJ, Varnell TR (1980) Winter changes in fatty acid composition of badger and coyote tissues. Comp. Biochem. Physiol. **67 A**: 211 - 214.

Hartman L, Shorland FB, Cleverley B (1958) Occurrence of trans-unsaturated fatty acids in horse faeces. Nature **178**: 1057 - 1058.

Hatt JM, Hung E, Wanner M (2003) The influence of diet on the body composition of the house cricket (*Acheta domesticus*) and consequences for their use in zoo animal nutrition. Zool. Garten NF **73**: 238 - 244.

Hauswirth CB, Scheeder MRL, Beer JH (2004) High n3 fatty acid content in alpine cheese. The basis for an alpine paradox. Circulation **Jan 6/13**: 103 - 107.

Heitmeyer ME, Fredrickson LH (1990) Fatty acid composition of wintering female mallards in relation to nutrient use. J. Wildl. Manage. **54**: 54 - 61.

Henderson RJ, Kalogeropoulos N, Alexis MN (1994) The lipid composition of selected tissues from a mediterranean monk seal (*Monachus monachus*). Lipids **29**: 577 - 582.

Henry MM, Moore JN, Fischer JK (1991) Influence of an n3 fatty acid-enriched ration on in vivo responses of horses to endotoxin. Am. J. Vet. Res. **52/4**: 523 - 527.

Herwig RP, Staley TT, Nerini MK, Braham HW (1984) Baleen whales: preliminary evidence for forestomach microbial fermentation. Appl. Environm. Microbiol. **47**: 421 - 423.

Hibbeln JR (2001) Seafood consumption and homicide mortality. World Rev. Nutr. Diet **88**: 41 - 46.

Hibbeln JR, Jr. NS (1995) Dietary polyunsaturated fatty acids and depression: when cholesterol does not satisfy. Am. J. Clin. Nutr. **62**: 1 - 9.

Hibbeln JR, Nieminen LR, Lands WE (2004) Increasing homicide rates and linoleic acid consumption among five western countries, 1961 - 2000. Lipids **39**: 1207 - 1213.

Hidiroglou N, McDowell LR, Johnson DD (1987) Effect of diet on animal performance, lipid composition of subcutaneous adipose and liver tissue of beef cattle. Meat Sci. **20**: 195 - 210.

Hightshoe RB, Cochran RC, Corah LR, Kiracofe GH, Harmon DL, Perry RD (1991) Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive function in beef cows. J. Anim. Sci. **69**: 4097 - 4103.

Hilditch TP, Sime IC, Maddison L (1942) The component acids of some wild animal and bird fats. Biochem. J. **38**: 98 - 109.

Hill VL, G.L. F (1999) Patterns of fatty acid composition in free-ranging yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) and their diet. Can. J. Zool. **77**: 1494 - 1503.

Hill VL, G.L. F (2000) The effect of a linseed oil diet on hibernation in yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). Physiol. Behav. **68**: 431 - 437.

Hissa R, Hohtola E, Tuomala-Saramäki T, Laine T, Kallio H (1998) Seasonal changes in fatty acid and leptin contents in the plasma of the european brown bear (*Ursus arctos arctos*). Ann. Zool. Fennici **35**: 215 - 224.

Hochi S, Kimura K, Hanada A (1999) Effect of linoleic acid-Albumin in the culture medium on freezing sensitivity of in vitro-produced bovine morulae. Theriogenol. **52**: 497 - 504.

Hoffman DR, Birch DG (1998) n3 fatty acid status in patients with retinitis pigmentosa. World Rev. Nutr. Diet **83**: 52 - 60.

Hoffman LC, Fisher PP, Sales J (2000) Carcass and meat characteristics of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). J. Sci. Fd. Agric. **80**: 390 - 396.

Hoflund S, Holmberg J, Sellmann G (1956) Investigations on fat digestion and fat metabolism in ruminants: Part III Influence of the rumen flora on fat digestion by sheep. Cornell Vet. **46**: 53 - 57.

Holman RT (1968) Essential fatty acid deficiency. Progr. Chem. Fats **9**: 275 - 348.

Holman RT, Johnson SB, Ogburn PL (1991) Deficiency of essential fatty acids and membrane fluidity during pregnancy and lactation. Proc. Natl. Acad. Sci. **88**: 4835 - 4839.

Hopkins CD (1973) Are african Elephants deficient in Essential Fatty Acids? Nature **242**: 267 - 269.

Horbanczuk J, Sales J (1998) Total lipid and colessterol content and fatty acid composition of meat obtained from ostriches reared on a commercial farm. Anim. Sci. **16**: 51 - 55.

Horbanczuk J, Sales J, Piotrowski J, Zieba G, Celeda T, Reklewski T, Kozaczynski K (1999) Lipid, cholesterol content and fatty acid composition of ostrich eggs as influenced by subspecies. Arch. Geflügelk. **63/5**: 234 - 236.

Horst DJvd, Voogt PA (1969) Investigation of the fatty acid composition of the snail (*Succinea putris* L.). Comp. Biochem. Physiol. **31**: 763 - 769.

Hoven WV, Prins RA, Lankhorst A (1981) Fermentative digestion in the african elephant. S. Afr. J. Wildl. Res. **11**: 78 - 86.

Howe PRC (1998a) n3 fatty acids- An australian perspective. World Rev. Nutr. Diet **83**: 215 - 218.

Howe PRC (1998b) n3-enriched pork. World Rev. Nutr. Diet **83**: 132 - 143.

Hrboticky N, MacKinnon MJ, Innis SM (1991) Retina fatty acid composition of piglets fed from birth with a linoleic acid-rich vegetable-oil formula for infants. Am. J. Clin. Nutr. **53**: 483 - 490.

Huang M-C, Craig-Schmidt MC (1996) Arachidonate and docosahexaenoate added to infant formula influence fatty acid composition and subsequent eicosanoid production in neonatal pigs. J. Nutr. **126**: 2199 - 2208.

Hubbard AW, Pocklington WD (1968) Distribution of fatty acids in lipids as an aid to the identification of animal tissues. J. Sci. Fd. Agric. **19**: 571 - 577.

Hulbert AJ, Else PL (1989) The evolution of endothermic metabolism: mitochondrial activity and changes in cellular composition. Am. J. Physiol. **256**: R1200 - R1208.

Hulbert AJ, Else PL (1999) Membranes as possible pacemakers of metabolism. J. Theor. Biol. **199**: 257 - 274.

Hulbert AJ, Else PL (2005) Membranes and the setting of energy demand. J. Exp. Biol **208**: 1593 - 1599.

Hulbert AJ, Rana T, Couture P (2002a) The acyl composition of mammalian phospholipids: an allometric analysis. Comp. Biochem. Physiol. **132 B**: 515 - 527.

Hulbert AJ, Faulks S, Buttemer WA, Else PL (2002b) Acyl composition of muscle membranes varies with body size in birds. J. Exp. Biol **205**: 3561 - 3569.

Ijäs L, Nuuja I, Palokangas, Soimajärvi J, Valkeajärvi P (1978) Body lipid composition in the winter fed and control populations of the wild male black grouse (*Lyrurus tetrix* L.) in autumn and spring. Comp. Biochem. Physiol. **60**: 313 - 317.

Infante JP, Kirwan RC, Brenna JT (2001) High levels of docosahexaenoic acid containing phospholipids in high-frequency contraction muscles of hummingbirds and rattlesnakes. Comp. Biochem. Physiol. **130 B**: 291 - 298.

Innis SM, Kuhnlein HV (1987) The fatty acid composition of northern-canadian marine and terrestrial mammals. Acta Med. Scand. **222**: 105 - 109.

Innis SM, Rioux FM, Auestad N, Ackman RG (1995) Marine and freshwater fish oil varying in arachidonic, eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids differ in their effects on organ lipids and fatty acids in growing rats. J. Nutr. **125**: 2286 - 2293.

Ihara-Watanabe M, Umekawa H, Takahashi T, Furuichi Y (1999) Effects of dietary alpha- or gamma-linolenic acid on levels and fatty acid composition of serum and hepatic lipids, and activity and mRNA abundance of 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase in rats. Comp. Biochem. Physiol. **122 A**: 213 - 220.

Jahncke M, Hale MB, Gooch JA, Hopkins JS (1988) Comparison of pond-raised and wild red drum (*Sciaenops ocellatus*) with respect to proximate composition, fatty acid profiles, and sensory evaluations. J. Food Sci. **53**: 286 - 287.

Jain YC, Anand SR (1976a) Fatty acids and fatty aldehyds of buffalo seminal plasma and sperm lipid. J. Reprod. Fert. **47**: 261 - 267.

Jain YC, Anand SR (1976b) The lipids of buffalo spermatozoa and seminal plasma. J. Reprod. Fert. **47**: 255 - 260.

Jeffery NM, Cortina M, Newsholme EA, Calder PC (1997) Effects of variations in the proportions of saturated, monounsaturated and polyunsaturated fatty acids in the rat diet on spleen lymphocyte functions. Br. J. Nutr. **77**: 805 - 823.

Johns RB, Nichols PD, Perry GJ (1980) Fatty acid components of nine species of molluscs of the littoral zone from Australian waters. Comp. Biochem. Physiol. **65 B**: 207 - 214.

Johnson SR, West GC (1973) Fat content, fatty acid composition and estimates of energy metabolism of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) during the early breeding season fast. Comp. Biochem. Physiol. **45 B**: 709 - 719.

Johnson DL, Swank PR, Howie VM, Baldwin CD, Owen M (1996) Breast feeding and children's intelligence. Psychol. Rep. **79**: 1179 - 1185.

Joseph JD, Ackman RG, Seaborn GT (1985) Effect of diet on fatty acid composition in the green turtle (*Chelonia mydas*). Comp. Biochem. Physiol. **80 B**: 15 - 22.

Kaduce TL, Spector AA, Folk GE (1981) Characterization of the plasma lipids and lipoproteins of the polar bear. Comp. Biochem. Physiol. **69 B**: 541 - 545.

Kaizer L, Boyd NF, Kriukov V, Trichler D (1989) Fish consumption and breast cancer risk: an ecological study. Nutr. Cancer **12**: 61 - 68.

Käkelä R, Hyvärinen H (1995) Fatty acids in the triglycerides and phospholipids of the common shrew (*Sorex araneus*) and the water shrew (*Neomys fodiens*). Comp. Biochem. Physiol. **112 B**: 71 - 81.

Käkelä R, Hyvärinen H (1996) Fatty acids in extremity tissues of finnish beavers (*Castor canadensis* and *Castor fiber*) and muskrats (*Ondatra zibethicus*). Comp. Biochem. Physiol. **113 B**: 113 - 124.

Käkelä R, Hyvärinen H (1996) Site-specific fatty acid composition in adipose tissue of several northern aquatic and terrestrial mammals. Comp. Biochem. Physiol. **115 B / 4**: 501 - 514.

Käkelä R, Hyvärinen H (1998) Composition of polyunsaturated fatty acids in the liver of freshwater and marine ringed seals (*Phoca hispida ssp.*) differs largely due to the diet of the seals. Comp. Biochem. Physiol. **120 B**: 231 - 237.

Käkelä R, Hyvärinen H, Vainiotalo P (1993) Fatty acid composition in liver and blubber of the saimaa ringed seal (*Phoca hispida saimensis*) compared with that of the ringed seal (*Phoca hispida botnica*) and grey seal (*Halichoerus grypus*) from the baltic. Comp. Biochem. Physiol. **105 B**: 553 - 565.

Käkelä R, Hyvärinen H, Vainiotalo P (1996) Unusual fatty acids in the depot fat of the canadian beaver (*Castor canadensis*). Comp. Biochem. Physiol. **113 B**: 1 - 5.

Kang JX, Leaf A (1996) The cardiac antiarrhythmic effects of polyunsaturated fatty acid. Lipids **31**: 41 - 44.

Kaplan JR, Manuck SB, Shively C (1991) The effects of fat and cholesterol on social behavior in monkeys. Psychosom. Med. **53**: 634 - 642.

Kaplan JR, Shively CA, Fontenot MB, Morgan TM, Howell SM, Manuck SB, Muldoon MF, Mann JJ (1994) Demonstration of an association among dietary cholesterol, central serotonergic activity, and social behavior in monkeys. Psychosom. Med. **54**: 479 - 484.

Kaplan JR, Fontenot MB, Manuck SB, Muldoon MF (1996) Influence of dietary lipids on agonistic and affiliative behavior in *Macaca fascicularis*. Am. J. Primat. **38**: 333 - 347.

Kato H, Tillotson J, Nichaman MZ, Rhoads GG, Hamilton HB (1973) Epidemiologic studies of coronary heart disease and stroke in japanese men living in japan, hawaii and california. Am. J. Epidemiol. **97**: 372 - 385.

Kelso KA, Redpath A, Noble RC, Speake BK (1997a) Lipid and antioxidant changes in spermatozoa and seminal plasma throughout the reproductive period of bulls. J. Reprod. Fert. **109**: 1 - 6.

Kelso KA, Cerolini S, Noble RC, Sparks NHC, Speake BK (1997b) The effects of dietary supplementation with docosahexaenoic acid on the phospholipid fatty acid composition of avian spermatozoa. Comp. Biochem. Physiol. **118 B**: 65 - 69.

Kelso KA, Cerolini S, Speake BK, Cavalchini LG, Noble RC (1997c) Effects of dietary supplementation with α -linolenic acid on the phospholipid fatty acid composition and quality of spermatozoa in cockerel from 24 to 72 weeks of age. J. Reprod. Fert. **110**: 53 - 59.

Keys A (1970) Coronary heart disease in seven countries. Circulation **41 (Suppl.)**: 1 - 211.

Kiessling A, Johansson L, Storebakken T (1989) Effects of reduced feed ration levels on fat content and fatty acid composition in white and red muscle from rainbow trout. Aquaculture **79**: 169 - 175.

Klingenberg IL, Knabe DA, Smith SB (1995) Lipid metabolism in pigs fed beef tallow or high-oleic acid sunflower oil. Comp. Biochem. Physiol. **110 B**: 183 - 192.

Kodama AM, Pace N (1964) Effect of environmental temperature on hamster body fat composition. Off. Naval Res.: 863 - 867.

Koizumi I, Suzuki Y, Kaneko JJ (1991) Studies on the fatty acid composition of intramuscular lipids of cattle, pigs and birds. J. Nutr. Sci. Vitaminol. **37**: 545 - 554.

Kojima T, Sato M, Yoshinaka R, Ikeda S (1986) Chemical components and fatty acid composition of lipids in several fresh water fishes except cyprinidae in lake biwa. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish **52 (11)**: 2009 - 2017.

Kornhuber AW (1997) Dietetic prevention of arteriosclerosis. In: Guesry P, Hennerici M, Sitzler G (Hrsg) Nutrition and Stroke. Raven Publishers, Philadelphia, S. 57 - 74.

Kozlova TA, Khotimchenko SV (2000) Lipids and fatty acids of two pelagic cottoid fishes (*Comephorus spp.*) endemic to lake baikal. Comp. Biochem. Physiol. **126 B**: 477 - 485.

Lands WEM (2001) Impact of daily food choices on health promotion and disease prevention. World Rev. Nutr. Diet **88**: 1 - 5.

Lands WEM, Morris A, Libelt B (1990) Quantitative Effects of Dietary Polyunsaturated Fats on the Composition of Fatty Acids in Rat Tissue. Lipids **25**: 505 - 516.

Langer P (2001) Evidence from the digestive tract on phylogenetic relationships in ungulates and whales. J. Zool. Syst. Evol. Res. **39**: 77 - 90.

Larsson SC, Kumlin M, Ingelman-Sundberg M, Wolk A (2004) Dietary long-chain n3 fatty acids for the prevention of cancer: a review of potential mechanisms. Am. J. Clin. Nutr. **79**: 935 - 945.

Laugharne JDE, Mellor JE, Peet M (1996) Fatty acids and schizophrenia. Lipids **31**: 163 - 165.

Laukola S (1980) Seasonal changes in the fatty acid spectrum of the hedgehog's white and brown adipose tissue. Ann. Zool. Fennici **17**: 191 - 201.

Leaf A, Kang JX (1998) n3 fatty acids and cardiovascular disease. World Rev. Nutr. Diet **83**: 24 - 37.

Leat WMF (1963) Fatty acid composition of the serum lipids of pigs given different amounts of linoleic acid. Biochem. J. **89**: 44 - 51.

Leat WMF (1966) Fatty acid composition of the plasma lipids of newborn and maternal ruminants. Biochem. J. **98**: 598 - 603.

Leat WMF, Baker J (1970) Distribution of fatty acids in the plasma lipids of herbivores grazing pasture: a species comparison. Comp. Biochem. Physiol. **36**: 153 - 161.

Leat WMF, Harrison FA (1972) Intake and absorption of essential fatty acids by sheep. Proc. Nutr. Soc. **31**: 70A.

Leat WMF, Northrop CA, Buttress N, Jones DM (1979) Plasma lipids and lipoproteins of some members of the order perissodactyla. Comp. Biochem. Physiol. **63 B**: 275 - 281.

Lee RF, Polhemus JT, Cheng L (1975) Lipids of the water-strider (*Gerris remigis*) say (Heteroptera: Gerridae). Seasonal and developmental variations. Comp. Biochem. Physiol. **51 B**: 451 - 456.

Lee HY, Woo J, Chen ZY, Leung SF, Peng XH (2000) Serum fatty acid, lipid profile and dietary intake of hong kong chinese omnivores and vegetarians. Eur. J. Clin. Nutr. **54**: 768 - 773.

Leegarden TK, Walton J-P, Plaizier JC, McBride BW, Valdes EV (2001) Serum fatty acid analysis and digestibility studies in the vancouver island marmot (*Marmota vancouverensis*) fed a captive diet supplemented with a-linolenic acid. Zoo Biol. **20**: 251 - 259.

Lehninger AL, Nelson DL, Cox MM (1982) Prinzipien der Biochemie. Spektrum Verlag, Heidelberg.

Lesch P (1969) The development of the neutral lipids and fatty acids in the brain of man, whales and dolphins. Clin. Chim. Acta **25**: 269 - 282.

Lim S-Y, Suzuki H (2000a) Intakes of dietary docosahexaenoic acid ethyl ester and egg phosphatidylcholine improve maze-learning ability in young and old mice. J. Nutr. **130**: 1629 - 1632.

Lim S-Y, Suzuki H (2000b) Effect of dietary docosahexaenoic acid and phosphatidylcholine on maze behavior and fatty acid composition of plasma and brain lipids in mice. Int. J. Vitam. Nutr. Res. **70**: 251 - 259.

Lim S-Y, Suzuki H (2001) Changes in maze behavior of mice occur after sufficient accumulation of docosahexaenoic acid in brain. J. Nutr. **131**: 319 - 324.

Lim S-Y, Suzuki H (2002a) Dose-response effect of docosahexaenoic acid ethyl ester on maze behavior and brain fatty acid composition in adult mice. Int. J. Vitam. Nutr. Res. **72**: 77 - 84.

Lim S-Y, Suzuki H (2002b) Dose-response effect of egg-Phosphatidylcholine on maze-learning ability and fatty acid composition of plasma and brain in aged mice fed an n3 fatty acid-deficient diet. Ann. Nutr. Metab. **46**: 215 - 221.

Lingk W (1972) Die Fettsäurezusammensetzung des Depotfetts verschiedener Körperregionen beim Pferd. Z. Tierphysiol. Tierernähr. u. Futtermittelkde. **29**: 285 - 289.

Linko RL, Kaitaranta JK, Vuorela R (1985) Comparison of the fatty acids in baltic herring and available plankton feed. Comp. Biochem. Physiol. **82 B**: 699 - 705.

Lishman GS (1985) The food and feeding ecology of adelic penguins (*Pygoscelis adeliae*) and chinstrap penguins (*P. antarctica*) at Signy Island, South Orkney Islands. J. Zool., Lond. **205**: 245 - 263.

Lockyer CH, McConnell LC, Waters TD (1984) The biochemical composition of fin whale blubber. Can. J. Zool. **62**: 2553 - 2562.

Lucas A, Morley R, Cole TJ, Lister G, Leeson-Payne C (1992) Breast milk and subsequent intelligence quotient in children born preterm. Lancet **339**: 261 - 264.

Luddy FE, Barford RA, Riemenschneider RW (1960) Direct conversion of lipid components to their fatty acid methyl esters. J. Am. Oil Chem. Soc. **37**: 447 - 452.

Luther DG, Cox HU, Dimopoulos GT (1981) Fatty acid composition of equine plasma. Am. J. Vet. Res. **42**: 91 - 93.

MacDonald ML, Rogers QR, Morris JG, Cupps PT (1984a) Effects of linoleate and arachidonate deficiencies on reproduction and spermatogenesis in the cat. J. Nutr. **114**: 719 - 726.

MacDonald ML, Anderson BC, Rogers QR, Buffington CA, Morris JG (1984b) Essential fatty acid requirements of cats: Pathology of essential fatty acid deficiency. Am. J. Vet. Res. **45**: 1310 - 1317.

MacQueen HA, Sadler D, Mattacks C (2000) Dietary fatty acids influence the appearance of tumor necrosis factor- α receptors on adipocytes following an immune challenge. Br. J. Nutr. **84**: 387 - 392.

Makrides M, Neumann M, Simmer K, Pater J, Gibson R (1995) Are long-chain polyunsaturated fatty acids essential nutrients in infancy? Lancet **345**: 1463 - 1468.

Malau-Aduli AEO, Siebert BD, Bottema CDK, Pitchford WS (1998) Breed comparison of the fatty acid composition of muscle phospholipids in jersey and limousin cattle. J. Anim. Sci. **76**: 766 - 773.

- Maldonado EN, Casanave EB, Avelano MI (2002) Major plasma lipids and fatty acids in four HDL mammals. Comp. Biochem. Physiol. **132 A**: 297 - 303.
- Maldonado EN, Romero JR, Ochoa B, Avelano MI (2001) Lipid and fatty acid composition of canine lipoproteins. Comp. Biochem. Physiol. **128 B**: 719 - 729.
- Mandell IB, Buchanan-Smith JG, Campbell CP (1998) Effects of forage vs grain feeding on carcass characteristics, fatty acid composition, and beef quality in limousin-cross steers when time on feed is controlled. J. Anim. Sci. **76**: 2619 - 2630.
- Mangold HK Aliphatic lipids. in: Stahl, E. (ed.): Thin-Layer chromatography : 1 - 553.
- Manley TR, Forss DA (1979) Fatty acids of meat lipids from Young Red Deer (*Cervus elaphus*). J. Sci. Fd. Agric. **30**: 927 - 931.
- Mann NJ, Ponnampalam EN, Yep Y, Sinclair AJ (2003) Feeding regimes affect fatty acid composition in Australian beef cattle. Asia Pac. J. Clin. Nutr. **12**: 38.
- Marion JE, Woodroof JG (1963) The fatty acid composition of breast thigh and skin tissues of chicken broilers as influenced by dietary fats. Poultry Sci. **42**: 1202 - 1207.
- Marmer WN, Maxwell RJ, Williams JE (1984) Effects of dietary regimen and tissue site on bovine fatty acid profiles. J. Anim. Sci. **59**: 109 - 121.
- Mattacks CA, Pond CM (1997) The effects of feeding suet-enriched chow on site-specific differences in the composition of triacylglycerol fatty acids in adipose tissue and its interaction in vitro with lymphoid cells. Br. J. Nutr. **77**: 621 - 643.
- Mattson FH, Volpenhein RA, Lutton ES (1964) The distribution of fatty acids in the triglycerides of the artiodactyla (even-toed animals). J. Lipid Res. **5**: 363 - 365.
- Mauldin JK, Lambremont EN, Graves JB (1971) Principle lipid classes and fatty acids synthesized during growth and development of the beetle *Lyctus planicollis*. Insect Biochem. **1**: 316 - 326.
- McCarroll J, Thomson M, Ashes J, Fleck E, Moore GPM (1998) Dietary fat manipulation and signal transduction in ovine skin. Comp. Biochem. Physiol. **120 B**: 571 - 577.
- McCullagh KG (1969a) The growth and nutrition of the african elephant: I. Seasonal variations in the rate of growth and the urinary excretion of hydroxyprolin. East Afr. Wildl. J. **7**: 85 - 90.
- McCullagh KG (1969b) The growth and nutrition of the african elephant: II. The chemical nature of the diet. East Afr. Wildl. J. **7**: 91 - 97.
- McCullagh KG (1972) Arteriosclerosis in the african elephant: I. Intimal atherosclerosis and its possible causes. Atherosclerosis **16**: 307 - 335.
- McCullagh KG (1973) Are african elephants deficient in essential fatty acids? Nature **242**: 267 - 268.

McCullagh KG (1975) Arteriosclerosis in the african elephant: II. Medial sclerosis. Atherosclerosis **21**: 37 - 59.

McCullagh KG, Lewis MG (1967) Spontaneous arteriosclerosis in the wild african elephant. Its relation to the disease in man. Lancet **2**: 492 - 495.

McCullagh KG, Widdowson EM (1970) The milk of the african elephant. Br. J. Nutr. **24**: 109 - 117.

McDonald ML, Rogers QR, Morris JG (1984a) Nutrition of the domestic cat, a mammalian carnivore. Ann. Rev. Nutr. **4**: 521 - 562.

McGee CD, Greenwood CE (1989) Effects of dietary fatty acid composition on macronutrient selection and synaptosomal fatty acid composition in rats. J. Nutr. **119**: 1561 - 1568.

Melton SL, Amiri M, Davis GW, Backus WR (1982) Flavor and characteristics of ground beef from grass-, forage-grain- and grain-finished steers. J. Anim. Sci. **55**: 77 - 87.

Meyer HHD, Rowell A, Streich WJ, Stoffel B, Hofmann RR (1998) Accumulation of polyunsaturated fatty acids by concentrate selecting ruminants. Comp. Biochem. Physiol. **120 A**: 263 - 268.

Miller D, Robisch P (1969) Comparative effect of herring, menhaden, and safflower oils on broiler tissues fatty acid composition and flavour. Poultry Sci. **48**: 2146 - 2157.

Miller GJ, Varnell TR, Rice RW (1967) Fatty acid composition of certain ovine tissues as effected by maintenance level rations of roughage and concentrate. J. Anim. Sci. **26**: 41 - 45.

Miller GJ, Masor ML, Riley ML (1981) Intramuscular lipids and triglyceride structures in range and feedlot steers. J. Food Sci. **46**: 1333 - 1335.

Miller GJ, Field RA, Riley ML, Williams JC (1986) Lipids in wild ruminant animals and steers. J. Food Qual. **9**: 331 - 343.

Milton K (2000) Hunter-gatherer diets - a different perspective. Am. J. Clin. Nutr. **71**: 665 - 667.

Min Y, Ghebremeskel K, Crawford MA, Nam J-H, Kim A, Koo J-N, Suzuki H (2000) Pregnancy reduces arachidonic and docosahexaenoic in plasma triacylglycerols of korean woman. Int. J. Vitam. Nutr. Res. **70**: 70 - 75.

Mirgani T (1977) Fatty acid composition of hump triglycerides of the Camel (*Camelus dromedarius*). Comp. Biochem. Physiol. **58 B**: 211 - 213.

Misra S, Dutta AK, Dhar T, Ghosh A, Choudhury A, Dutta J (1983) Fatty acids of the mud skipper (*Boleophthalmus boddarti*). J. Sci. Fd. Agric. **34**: 1413 - 1418.

Mitre R, Cheminade C, Allaume P, Legrand P, Legrand AB (2004) Oral intake of shark liver oil modifies lipid composition and improves motility and velocity of boar sperm. Theriogenol. **62**: 1557 - 1566.

Moore JH, Sykes SK (1967) The serum and adrenal lipids of the african elephant (*Loxodonta africana*). Comp. Biochem. Physiol. **20**: 779 - 792.

Moore FA, Moore EE, Kudsk KA, Brown RO, Bower RH, Koruda MJ, Baker CC, Barbul A (1994) Clinical benefits of an immune-enhancing diet for early postinjury enteral feeding. J. Trauma **37/4**: 607 - 615.

Moore JN, Barton MH, McCann ME (1995) Effect of dietary α -linolenic acid on responses of horses to endotoxin. Am. Coll. Vet. Int. Med.: 11 - 17.

Morgan RE, Palinkas LA, Barrett-Connor EL, Wingard DL (1993) Plasma cholesterol and depressive symptoms in older men. Lancet **341**: 75 - 79.

Moriguchi T, Salem N (2003) Recovery of brain docosahexaenoate leads to recovery of spatial task performance. J. Neurochem. **87**: 297 - 309.

Moriguchi T, Greiner RS, Salem N (2000) Behavioral deficits associated with dietary induction of decreased brain docosahexaenoic acid concentration. J. Neurochem. **75**: 2563 - 2573.

Morpurgo B, Robinson B, Lance VA, Gelman A (1993) Plasma fatty acid composition in wild and captive Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). Comp. Biochem. Physiol. **104 A**: 373 - 376.

Morris JG (2002) Idiosyncratic nutrient requirements of cats appear to be diet-induced evolutionary adaptations. Nutr. Res. Rev. **15**: 153 - 168.

Morton ML, Liebman HA (1974) Seasonal variations in fatty acids of a migratory bird with and without a controlled diet. Comp. Biochem. Physiol. **48 A**: 329 - 335.

Mrosovsky N (1976) Lipid programmes and life strategies in hibernators. Amer. Zool. **16**: 685 - 697.

Muje P, Agren JJ, Lindqvist OV, Hänninen O (1989) Fatty acid composition of vendace (*Coregonus albula* L.) muscle and its plankton feed. Comp. Biochem. Physiol. **92 B**: 75 - 79.

Mukutmoni-Norris M, Hubbard NE, Erickson KL (2000) Modulation of murine mammary tumor vasculature by dietary n3 fatty acids in fish oil. Cancer Lett. **150**: 101 - 109.

Muldoon MF, Manuck SB, Matthews KA (1990) Lowering cholesterol concentrations and mortality: a quantitative review of primary prevention trials. Br. J. Med. **301**: 309 - 314.

Müller RS (2000) Dermatology for the small animal practitioner. Teton New Media, Jackson, Wyoming.

Mura G, Zarattini P, Delise M, Fabietti F, Bocca A (1999) The effects of different diets on the fatty acid profile of the fairy shrimp (*Chirocephalus ruffoi*) (Branchiopoda, Anostraca). Crustaceana **72**: 567 - 579.

Naisberg Y, Weizman A (1999) Biophysical shunt theory for neuropsychopathology: pentaphasic lipid-induced model for schizophrenia. Med. Hypotheses **52/3**: 183 - 186.

Naughton JM, O'Dea K, Sinclair AJ (1986) Animal foods in traditional australian aboriginal diets: Polyunsaturated and low in fat. Lipids **21**: 684 - 689.

Nelson GJ (1969) The lipid composition of whole plasma of hampshire sheep (*Ovis aries*). Comp. Biochem. Physiol. **30**: 715 - 725.

Nelson GJ (1973) The lipid composition of the blood of marine mammals_ III. The fatty acid composition of plasma and erythrocytes of atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Comp. Biochem. Physiol. **46 B**: 257 - 268.

Nestel P (2001) Fish oil fatty acids beneficially modulate vascular function. World Rev. Nutr. Diet **88**: 86 - 89.

Neumann J (1968) Das Fettsäuremuster in Organen von Rotwild (*Cervus elaphus*) und Gemse (*Rupicapra rupicapra*). Dissertation LMU München.

Newton IS (1998) Global food fortification perspectives of long-chain n3 fatty acids. World Rev. Nutr. Diet **83**: 199 - 209.

Noble RC, McCartney R, Ferguson MWJ (1993) Lipid and fatty acid compositional differences between eggs of wild and captive-breeding alligators (*Alligator mississippiensis*): an association with reduced hatchability? J. Zool., Lond. **230**: 639 - 649.

Noble RC, Speake BK, McCartney R, Foggin CM, Deeming DC (1996) Yolk lipids and their fatty acids in the wild and captive ostrich (*Struthio camelus*). Comp. Biochem. Physiol. **113 B**: 753 - 756.

Norish AE, Skeaff CM, Arribas GLB, Sharpe SJ, Jackson RT (1999) Prostate cancer risk and consumption of fish oils: a dietary biomarker-based case-control study. Br. J. Cancer **81**: 1238 - 1242.

Ogilvie GK, Fettman MJ, Mallinckrodt CH, Walton JA, Hansen RA, Davenport DJ, Gross KL, Richardson KL, Rogers Q, Hand MS (2000) Effect of fish oil, arginine, and doxorubicin chemotherapy on remission and survival time for dogs with lymphoma. Cancer **88**: 1916 - 1928.

Oh SY, Ryue J, Hsieh C, Bell DE (1991) Eggs enriched in n3 fatty acids and alteration in lipid concentrations in plasma and lipoproteins and in blood pressure. Am. J. Clin. Nutr. **54**: 689 - 695.

Okuyama H, Ohishi M, Fukama A, Sato Y, Ikemoto A, Fujii Y (2001) α -linolenate-deficiency-induced alterations in brightness discrimination learning behavior and retinal function in rats. World Rev. Nutr. Diet **88**: 35 - 40.

Olsen MA, Mathiesen SD (1996) Production rates of volatile fatty acids in minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) forestomach. Br. J. Nutr. **75**: 21 - 31.

Olsen SF, Grandjean P, Weihe P, Videro T (1993) Frequency of seafood intake in pregnancy as a determinant of birth weight: evidence for a dose dependent relationship. J. Epidemiol. Comm. Health **47**: 436 - 440.

Olsen MA, Aagnes TH, Mathiesen SD (1994a) Digestion of herring by indigenous bacteria in the minke whale forestomach. Appl. Environm. Microbiol. **60**: 4445 - 4455.

Olsen MA, Vordaoy ES, Blix AS, Mathiesen SD (1994b) Functional anatomy of the gastrointestinal system of northeastern atlantic minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*). J. Zool. Lond. **234**: 55 - 74.

Ostrander J, jr. LRD (1962) Some differences in composition of covering fat, intermuscular fat, and intramuscular fat of meat animals. J. Amer. Oil Chem. Soc. **39**: 178 - 181.

Ostrowski AC, Divakaran S (1989) The amino acid and fatty acid composition of selected tissues of the dolphin fish (*Coryphaena hippurus*) and their nutritional implications. Aquaculture **80**: 285 - 299.

Otten W, Wirth C, Iazzo PA, Eichinger HM (1993) A high n 3 acid diet alters fatty acid composition of heart, liver, kidney, adipose tissue and skeletal muscle in swine. Ann. Nutr. Metab. **37**: 134 - 141.

Owen JM, Adron JW, Middleton C, Cowey CB (1975) Elongation and desaturation of dietary fatty acids in turbot (*Scophthalmus maximus L.*) and rainbow trout (*Salmo gairdnerii Rich.*). Lipids **10**: 528 - 531.

Palgi A (1981) Association between dietary changes and mortality rates: Israel 1949 - 1977; a trend-free regression model. Am. J. Clin. Nutr. **34**: 1569 - 1583.

Pamplona R, Portero-Otin M, Riba D, Ruiz C, Prat J, Bellmunt MJ, Barja G (1998) Mitochondrial membrane peroxidizability index is inversely related to maximum life span in mammals. J. Lipid Res. **39**: 1989 - 1994.

Pamplona R, Portero-Otin M, Ruiz C, Gredilla R, Herrero A, Barja G (1999a) Double bond content of Phospholipids and lipid peroxidation negatively correlate with maximum longevity in the heart of mammals. Mech. Ageing Dev. **112**: 169 - 183.

Pamplona R, Portero-Otin M, Requena JR, Thorpe SR, Herrero A, Barja G (1999b) A low degree of fatty acid unsaturation leads to lower lipid peroxidation and lipoxidation-derived protein modification in heart mitochondria of the longevous pigeon than in the short-lived rat. Mech. Ageing Dev. **106**: 283 - 296.

Pamplona R, Portero-Otin M, Riba D, Ledo F, Gredilla R, Herrero A, Barja G (1999c) Heart fatty acid unsaturation and lipid peroxidation, and aging rate, are lower in the canary and the parakeet than in the mouse. Aging Clin. Exp. Res. **11**: 44 - 49.

Pathak SP, Agarwal CV (1952) The component acids and glycerides of an indian tiger (*Felis tigris*) fat. J. Sci. Fd. Agric. **3**: 136 - 140.

Pathak SP, Roy SK, Trivedi BN (1959) The fatty acid composition and glyceride structure of indian wild-boar fat. Bioch. **71**: 593 - 596.

Pauletto P, Puato M, Angeli MT, Pessina AC, Munhambo A, Bittolo-Bon G, Galli C (1996a) Blood pressure, serum lipids, and fatty acids in populations on a lake-fish diet or on a vegetarian diet in tanzania. Lipids **31**: 309 - 312.

Pauletto P, Puato M, Caroli MG, Casiglia E, Munhambo AE, Cazzolato G, Bon GB, Angeli MT, Galli C, Pessina AC (1996b) Blood pressure and atherogenic lipoprotein profiles of fish-diet and vegetarian villagers in tanzania: the Lugalawa study. Lancet **348**: 784 - 788.

Pawlosky RJ, Ward G, Jr. NS (1996) Essential fatty acid uptake and metabolism in the developing rodent brain. Lipids **31**: 103 - 107.

Payne E (1978) Fatty acid composition of tissue phospholipids of the foetal calf and neonatal lamb, deer calf and piglet as compared with the cow, sheep, deer and pig. Br. J. Nutr. **39**: 45 - 59.

Pecsok RL (1959) Principles and practice of gas chromatography, Wiley, London. 1 - 145.

Peet M (2004a) Nutrition and schizophrenia: beyond N3 fatty acids. Prostaglandines, Leukotrienes and Essential Fatty Acids **70**: 417 - 422.

Peet M (2004b) Diet, diabetes and schizophrenia: review and hypothesis. Br. J. Psychiatry Suppl. **47**: 102 - 105.

Peet M (2004c) Interantional variations in the outcome of schizophrenia and the prevalence of depression in relation to national dietary practices: an ecological analysis. Br. J. Psychiatry **184**: 381 - 382.

Peeters H, Blaton V, Declercq B, Howard AN, Gresham GA (1970) Lipid changes in the plasma lipoproteins of baboons given an atherogenic diet (Part 2). Atherosclerosis **12**: 282 - 290.

Pekiner B, Pennock JF (1995) Fatty acid in plasma and red blood cell membranes in humans, rats, rabbits and dogs. Biochem. Mol. Biol. Int. **37**: 221 - 229.

Pekkarinen M (1980) Seasonal variations in lipid content and fatty acids in the liver, muscle and gonads of the eel-pout, *Zoarces viviparus* (Teleostei) in brackish water. Ann. Zool. Fennici **17**: 249 - 254.

Peters JM, Maier R, Hawthorne BE, Storvick CA (1972) Composition and nutrient content of elephant (*Elephas maximus*) milk. J. Mammal. **53**: 717 - 724.

Phillips KL, Nichols PD, Jackson GD (2003) Size-related dietary changes observed in the squid (*Moroteuthis ingens*) at the falkland islands: stomach content and fatty-acid analyses. Polar Biol. **26**: 474 - 485.

Pianka ER (1976) Natural selection of optimal reproductive tactics. Amer. Zool. **16**: 775 - 784.

Platner WS, Patnayak BC, Musacchia XJ (1972) Seasonal changes in the fatty acid spectrum in the hibernating and non-hibernation ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*). Comp. Biochem. Physiol. **42 A**: 927 - 938.

Pond CM (1996) Interactions between adipose tissue and the immune system. Proc. Nutr. Soc. **55**: 111 - 126.

Pond CM (1998) The Fats of Life. Cambridge University Press, Cambridge.

Pond CM (2000) Adipose tissue: quartermaster to the lymph node garrisons. Biologist **47**: 147 - 150.

Pond CM, Mattacks CA (1985) Body mass and natural diet as determinants of the number and volume of adipocytes in eutherian mammals. J. Morphol. **185**: 183 - 193.

Pond CM, Mattacks CA (1998) In vivo evidence for the involvement of the adipose tissue surrounding lymph nodes in immune responses. Imm. Let. **63**: 159 - 167.

Pond CM, Mattacks CA, Colby RH, Ramsey MA (1992) The anatomy, chemical composition, and metabolism of adipose tissue in wild polar bears (*Ursus maritimus*). Can. J. Zool. **70**: 326 - 341.

Pond CM, Mattacks CA, Colby RH, Tyler NJC (1993) The anatomy, chemical composition and maximum glycolytic capacity of adipose tissue in wild Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus plathyrhynchus*) in winter. J. Zool., Lond. **229**: 17 - 40.

Raclet T, Groscolas R (1993) Differential mobilization of adipose tissue fatty acids during energy depletion in the rat. J. Lipid Res. **36**: 2164 - 2173.

Raclet T, Groscolas R (1995) Selective mobilization of white adipose tissue fatty acids according to chain length, unsaturation, and positional isomerism. J. Lipid Res. **34**: 1515 - 1526.

Raclet T, Mioskowski E, Bach AC, Groscolas R (1993) Selectivity of fatty acid mobilization: a general metabolic feature of adipose tissue. Am. J. Physiol. **269**: R 1060 - R1067.

Raclet T, Groscolas R, Cherel Y (1998) Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). Mar. Biol. **132**: 523 - 533.

Raes K, Fievez V, Chow TT, Ansorena D, Demeyer D, Smet SD (2004) Effects of diet and dietary fatty acids on the transformation and incorporation of C18 fatty acids in double-muscled Belgian Blue young bulls. J. Agric. Food Chem. **52**: 6035 - 6041.

Rawdah TN, El-Faer MZ, Koreish SA (1994) Fatty acid composition of the meat and fat of the One-Humped Camel (*Camelus dromedarius*). Meat Sci. **37**: 149 - 155.

Redgrave TG, Jeffery F (1981) The lipids of kangaroo meat. Lipids **16**: 626 - 627.

Reinitz GL, Yu TC (1981) Effects of dietary lipids on growth and fatty acid composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Aquaculture **22**: 359 - 366.

Renaud SC, Lanzmann-Petithory D (2001) α -Linolenic acid in the prevention of cardiovascular diseases. World Rev. Nutr. Diet **88**: 79 - 85.

Rissanen T, Voutilainen S, Nyyssönen K, Lakka TA, Salonen JT (2000) Fish oil-derived fatty acids, docosahexaenoic acid and docosapentaenoic acid, and the risk of acute coronary events. Circulation **102**: 2677 - 2679.

Rivers JPW, Sinclair AJ, Crawford MA (1975) Inability of the cat to desaturate essential fatty acids. Nature **258**: 171 - 173.

Rivers JPW, Hassam AG, Crawford MA, Brambell MR (1976) The inability of the lion (*Panthera Leo*) to desaturate linoleic acid. FEBS Lett. **67**: 269 - 270.

Robbins CT (1994) Wildlife feeding and nutrition. Academic press, San Diego, CA.

Rose DP (1997a) Dietary fatty acids and cancer. Am. J. Clin. Nutr. **66**: 998 - 1003.

Rose DP (1997b) Effects of dietary fatty acids on breast and prostate cancers: evidence from in vitro experiments and animal studies. Am. J. Clin. Nutr. **66**: 1513 - 1522.

Ross RH, Moore RE, Moore J (1970) Utilization of acetate-1-¹⁴C by the tarantula (*Aphonopelma sp.*) and the scorpion (*Centruroides sculpturatus*) in lipid synthesis. Comp. Biochem. Physiol. **36**: 765 - 773.

Rosseneu M, Declercq B, Vandamme D, Vercaemst R, Soetewey F, Peeters H, Blaton V (1979) Influence of oral polyunsaturated and saturated phospholipid treatment on the lipid composition and fatty acid profile of chimpanzee lipoproteins. Atherosclerosis **32**: 141 - 153.

Rouvinen K (1991) Dietary effects of N3 polyunsaturated fatty acids on body fat composition and health status of farm-raised blue and silver foxes. Acta Agric. Scand. **41**: 401 - 414.

Rouvinen K, Kiiskinen T (1989) Influence on dietary fat source on the body fat composition of mink (*Mustela vison*) and blue fox (*Alopex lagopus*). Acta Agric. Scand. **39**: 279 - 288.

Rouvinen K, Mäntysalo E (1989) Influence of fatty acid composition in dried raw mink and blue fox skins on their storage aging and dressing properties. Acta Agric. Scand. **39**: 289 - 300.

Rouvinen K, Niemelä P, Kiiskinen T (1989) Influence of dietary fat source on growth and fur quality of mink and blue fox. Acta Agric. Scand. **39**: 269 - 278.

Rowell-Schäfer A, Lechner-Doll M, Hofmann RR, Streich WJ, Güven B, Meyer HHD (2001) Metabolic evidence of a "rumen bypass" or a "ruminal escape" of nutrients in roe deer (*Capreolus capreolus*). Comp. Biochem. Physiol. **128 A**: 289 - 298.

Rule DC, McCormick RJ (1998) Fatty acid composition and cholesterol concentration in tissues of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) as influenced by lactation, age, and season of the year. Comp. Biochem. Physiol. **119 B**: 563 - 570.

Sales J (1995) Nutritional quality of meat from some alternative species. World Rev. Anim. Prod. **30**.

Sales J (1998) Fatty acid composition and cholesterol content of different ostrich muscles. Meat Sci. **49/4**: 489 - 492.

Sales J, Navarro JL, Martella MB, Lizurume ME, Manero A, Bellis L, Garcia PT (1999) Cholesterol content and fatty acid composition of rhea meat. Meat Sci. **53**: 73 - 75.

Van den Sande AP (1967) Acclimatization of antarctic penguins in captivity. Acta Zool. Pathol. Antverpiensia **44**: 37 - 85.

Sandifer PA, Joseph JD (1976) Growth responses and fatty acid composition of juvenile prawns (*Macrobrachium rosenbergii*) fed a prepared ration augmented with shrimp head oil. Aquaculture **8**: 129 - 138.

Sarra C, Boccignone M, Damasio L (1985) The effect of age, sex, and anatomical location on the fatty acid composition of pheasant meat. Poultry Sci. **64**: 1090 - 1097.

Schubert R (1969) Untersuchungen über das Fettsäuremuster im Depotfett und Milchfett von heimischen Wildtierarten. Dissertation LMU München.

Schweigert FJ, Stobo WT, Zucker H (1990) Vitamin E and fatty acids in the grey seal (*Halichoerus grypus*). J. Comp. Physiol. **159 B**: 649 - 654.

Scott DW, Miller WH, Decker GA, Wellington JR (1992) Comparison of the clinical efficacy of two commercial fatty acid supplements (Efa Vet and DVM Derm Caps), evening primrose oil, and cold water marine fish oil in the management of allergic pruritus in dogs: a double-blinded study. Cornell Vet **82**: 319 - 329.

Serot T, Gandemer G, Demaimay M (1998) Lipid and fatty acid compositions of muscle from farmed and wild adult turbot. Aquaculture **6**: 331 - 343.

Sheikina NV, Serdyuk VA (1978) Seasonal shifts in the chemical composition of fatty tissue of the arctic ground squirrel (*Citellus parryi*). Zhurnal Evolyutsionnoi Biokhimii i Fiziologii **14**: 29 - 33.

Shimomura Y, Tamura T, Suzuki M (1990) Less body fat accumulation in rats fed a safflower oil diet than in rats fed a beef tallow diet. J. Nutr. **120**: 1291 - 1296.

Shivacheva TM (1984) Seasonal histochemical studies of phospholipids in the brown adipose tissue in the european ground squirrel (*Citellus citellus L.*). Tome **37**: 89 - 91.

Shorland FB, Weenink RO, Johns AT (1955) Effect of the rumen on dietary fat. Nature **175**: 1129 - 1130.

Shultz TD, Ferguson JH (1974a) Influence of dietary fatty acids on the composition of plasma fatty acids in the tundra wolf (*Canis lupus tundrarum*). Comp. Biochem. Physiol. **49 A**: 575 - 581.

Shultz TD, Ferguson JH (1974b) The fatty acid composition of subcutaneous, omental and inguinal adipose tissue in the arctic fox (*Alopex lagopus inuitus*). Comp. Biochem. Physiol. **49 B**: 65 - 69.

Sicart R, Sable-Amplis R, Fons R (1978) Comparative aspects of lipid metabolism in two shrews (*Suncus etruscus* and *Crocidura russula*). Comp. Biochem. Physiol. **61 B**: 77 - 80.

Silva M, Downing JA (1995) Handbook of mammalian body masses. CRC press, Boca Raton.

Sim JS (1998) Designer eggs and their nutritional and functional significance. World Rev. Nutr. Diet **83**: 89 - 101.

Simandle ET, Espinoza RE, Nussear KE, Tracy CR (2001) Lizards, Lipids and dietary links to animal function. Physiol. Biochem. Zool. **74**: 625 - 640.

Simopoulos AP (1998a) The return of n3 fatty acids into the food supply. Karger, Basel.

Simopoulos AP (1998b) Redefining dietary reference values and food safety. World Rev. Nutr. Diet **83**: 219 - 222.

Simopoulos AP (1998c) Overview of evolutionary aspects of n3 fatty acids in the diet. World Rev. Nutr. Diet **83**: 1 - 11.

Sinclair AJ (1975) Long-chain polyunsaturated fatty acids in the mammalian brain. Proc. Nutr. Soc. **34**: 287 - 291.

Sinclair AJ, MacLean JG, Monger EA (1979) Metabolism of linoleic acid in the cat. Lipids **14**: 932 - 936.

Sinclair AJ, O`Dea K, Dunstan G, Ireland PD, Niall M (1987) Effects on plasma lipids and fatty acid composition of very low fat diets enriched with fish or kangaroo meat. Lipids **22**: 523 - 529.

Sipos JC, Ackman RG (1968) Jellyfish (*Cyanea capillata*) lipids: Fatty acid composition. J. Fish. Res. Bd. Can. **25/8**: 1561 - 1569.

Sirtori CR, Paoletti R, Mancini M, Crepaldi G, Manzato E, Rivellesse A, Pamparana F, Stragliotto E (1997) N3 fatty acids do not lead to an increased diabetic risk in patients with hyperlipidemia and abnormal glucose tolerance. Italian fish oil multicenter study. Am. J. Clin. Nutr. **65**: 1874 - 1881.

Sklan D, Volcani R (1972) Effects of diets low in fat or essential fatty acids on the fatty acid composition of blood lipids of calves. Br. J. Nutr. **27**: 365 - 374.

Smith CC (1976) When and how much to reproduce: The trade-off between power and efficiency. Amer. Zool. **16**: 763 - 774.

Soppela P, Nieminen M (2002) Effect of moderate wintertime undernutrition on fatty acid composition of adipose tissue of reindeer (*Rangifer tarandus L.*). Comp. Biochem. Physiol. **132 A**: 403 - 409.

Soppela P, Heiskari U, Nieminen M, Salminen I, Sankari S, Kindahl H (2000) The effects of a prolonged undernutrition on serum lipids and fatty acid composition of reindeer calves during winter and spring. Acta Physiol. Scand. **168**: 337 - 350.

Speake BK, Noble RC, McCartney RJ (1994) Differences in tissue-specific lipid composition between embryos of wild and captive breeding alligators (*Alligator mississippiensis*). J. Zool., Lond. **234**: 565 - 576.

Speake BK, McCartney RJ, Feast M, Maldjian A, Noble RC (1996) The relationship between the fatty acid profiles of the yolk and the embryonic tissue lipids: A comparison between the lesser black backed gull (*Larus fuscus*) and the pheasant (*Phasianus colchicus*). Comp. Biochem. Physiol. **115 B**: 493 - 499.

Speake BK, Decrock F, Surai PF, Groscolas R (1999) Fatty acid composition of the adipose tissue and yolk lipids of a bird with a marine-based diet, the emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*). Lipids **34**: 283 - 290.

Speake BK, Surai PF, Noble RC, Beer JV, Wood NAR (1999) Differences in egg lipid and antioxidant composition between wild and captive pheasant and geese. Comp. Biochem. Physiol. **124 B**: 101 - 107.

Speake BK, Surai PF, Gore M (2001) Lipid composition, fatty acid profiles and lipid-soluble antioxidants of eggs of the Hermann's tortoise (*Testudo hermanni boettgeri*). Zoo Biol. **20**: 75 - 87.

Spencer WA, Grodums EI, Dempster G (1966) The glyceride fatty acid composition and lipid content of brown and white adipose tissue of the hibernator *Citellus lateralis*. J. Cell Physiol. **67**: 431 - 442.

Sreekumar KP, Nirmalan G (1990) The fatty acid composition of plasma lipids in the indian elephant (*Elephas maximus indicus*). Vet. Res. Comm. **14**: 427 - 431.

Sridhara S, Bhat JV (1965) Lipid composition of the silkworm (*Bombyx mori* L.). J. Ins. Physiol. **11**: 449 - 462.

Stähelin HB (1997) Antioxidants and Atherosclerosis. In: Guesry P, Hennerici M, Sitzer G (Hrsg) Nutrition and Stroke. Raven Publishers, Philadelphia, S. 75 - 85.

Stanley-Samuelson DW, Dadd RH (1984) Polyunsaturated fatty acids in the lipids from adult *Galleria mellonella* reared on diets to which only one unsaturated fatty acid had been added. Insect Biochem. **14/3**: 321 - 327.

Stevens CS, Hume ID (2004) Comparative physiology of the vertebrate digestive system. New York: Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Stevens LJ, Zentall SS, Deck JL, Abate ML, Watkins BA, Lipp SR, Burgess JR (1995) Essential fatty acid metabolism in boys with attention-deficit hyperactivity disorder. Am. J. Clin. Nutr. **62**: 761 - 768.

Stevens LJ, Zentall SS, Abate ML, Kuczek T, Burgess JR (1996) N3 fatty acids in boys with behavior, learning and health problems. Physiol. Behav. **59**: 915 - 920.

Stokes C, Peet M (2004) Dietary sugar and polyunsaturated fatty acid consumption as predictor of severity of schizophrenia symptoms. Nutr. Neurosci. **7**: 247 - 249.

Stoll AL, Locke CA, Marangell LB, Severus WE (1999) N3 fatty acids and bipolar disorders: a review. Prostaglandines, Leukotrienes and Essential Fatty Acids **60**: 329 - 337.

Stoll AL, Severus WE, Freeman MP, Rueter S, Zboyan HA, Diamond W, Cress KK, Marangell LB (1999) N 3 fatty acids in bipolar disorder: a preliminary double-blind, placebo-controlled trial. Arch. Gen. Psychiatry **56**: 407 - 412.

Stoll AL, Damico KE, Daly BP, Severus WE, Marangell LB (2001) Methodological considerations in clinical studies of n3 fatty acids in major depression and bipolar disorder. World Rev. Nutr. Diet **88**: 58 - 67.

Su H-M, Corso TN, Nathanielsz PW, Brenna JT (1999) Linoleic acid kinetics and conversion to arachidonic acid in the pregnant and fetal baboon. J. Lipid Res. **40**: 1304 - 1312.

Suedmeyer K, Dierenfeld ES (1989) Clinical experience with fatty acid supplementation in a group of black rhinoceros (*Diceros bicornis*). Proc. AAZV and AAWV Joint Conf., S. 113-115.

Sukhija PS, Palmquist DL (1988) Rapid method for determination of total fatty acid content and composition of feedstuffs and feces. J. Agric. Food Chem. **36**: 1202 - 1206.

Surai PF, Kutz E, Wishart GJ, Noble RC, Speake BK (1997) The relationship between the dietary provision of a-tocopherol and the concentration of this vitamin in the semen of chicken: effects on lipid composition and the susceptibility to peroxidation. J. Reprod. Fert. **110**: 47 - 51.

Surai PF, Blesbois E, Grasseau I, Chalah T, Brillard J-P, Wishart GJ, Cerolini S, Sparks NHC (1998) Fatty acid composition, glutathione peroxidase and superoxide dismutase activity and total antioxidant activity of avian semen. Comp. Biochem. Physiol. **120 B**: 527 - 533.

Surai PF, Royle NJ, Sparks NHC (2000) Fatty acid, carotenoid and vitamin A composition of tissues of free living gulls. Comp. Biochem. Physiol. **126 A**: 387 - 396.

Surai PF, Speake BK, Bortolotti GR, Negro JJ (2001) Captive diets alter egg yolk lipids of a bird of prey (the American Kestrel) and of a galliforme (the Red-legged Partridge). Physiol. Biochem. Zool. **74**: 153 - 160.

Suzuki H, Park SJ, Tamura M, Ando A (1998) Effect of the long-term feeding of dietary lipids on the learning ability, fatty acid composition of brain stem phospholipids and synaptic membrane fluidity in adult mice: a comparison of sardine oil diet with palm oil diet. Mech. Ageing Dev. **16**: 119 - 128.

Suzuki H, Morikawa Y, Takahashi H (2001) Effect of DHA oil supplementation on intelligence and visual acuity in the elderly. World Rev. Nutr. Diet **88**: 68 - 71.

Swain JE, Miller RR (2000) A Postcryogenic Comparison of Membrane Fatty Acids of Elephant Spermatozoa. Zoo Biol. **19**: 461 - 473.

Takeuchi T, Watanabe T (1982) Effects of various polyunsaturated fatty acids on growth and fatty acid composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*), coho salmon (*Onchorhynchus kisutch*) and chum salmon (*Onchorhynchus keta*). Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish **48**: 1745 - 1752.

Tanakol R, Yazici Z, Sener E, Sencer E (1999) Fatty acid composition of 19 species of fish from the black sea and the marmara sea. Lipids **34**: 291 - 297.

Tanhuanpää E, Pulliainen E (1969) Major fatty acid composition of some organ fats in the willow grouse (*Lagopus lagopus*) and the rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). Ann. Acad. Sci. Fenn. **141 A**: 1 - 14.

Tanhuanpää E, Pulliainen E (1975) Major fatty acid composition of some organ fats in the moose (*Alces alces*) in northeastern Lapland. Ann. Zool. Fennici **12**: 148 - 155.

Tanskanen A, Hibbeln JR, Hintikka J, Haatainen K, Honkalampi K, Viinamäki H (2001) Fish consumption, depression, and suicidality in a general population. Arch. Gen. Psychiatry **58**: 512 - 513.

Terry P, Lichtenstein P, Feychting M, Ahlbom A, Wolk A (2001) Fatty fish consumption and risk of prostate cancer. Lancet **357**: 1764 - 1766.

Terry PD, Rohan TE, Wolk A (2003) Intakes of fish and marine fatty acids and the risk of cancers of the breast and prostate and of other hormone-related cancers: a review of the epidemiologic evidence. Am. J. Clin. Nutr. **77**: 532 - 543.

Thomas VG, George JC (1975) Plasma and depot fat fatty acids in Canada geese in relation to diet, migration, and reproduction. Physiol. Zool. **48**: 157 - 167.

Thomassen MS, Strom E, Christiansen EN, Norum KR (1979) Effect of marine oil and rapeseed oil on composition of fatty acids in lipoprotein triacylglycerols from rat blood plasma and liver perfusate. Lipids **14**: 58 - 65.

Thompson SN (1973) A review and comparative characterization of the fatty acid composition of seven insect orders. Comp. Biochem. Physiol. **45 B**: 467 - 482.

Thompson SN, Barlow JS (1970) The fatty acid composition of cuticle and fat body tissue from *Tenebrio molitor* (L.), *Periplaneta americana* (L.) and *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Comp. Biochem. Physiol. **36**: 103 - 106.

Thorp CR, Kodanda-Ram P, G.L. F (1994) Diet alters metabolic rate in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) during hibernation. Physiol. Zool. **67**: 1213 - 1229.

Transkanen A, Hibbeln JR, Tuomilehto J, Uutela A, Haukkala A, Viinamäki H, Lehtonen J, Vartiainen E (2001) Fish consumption and depressive symptoms in the general population in Finland. Psych. Serv. **52**: 529 - 531.

Treadwell CR, Eckstein HC (1939) The composition of the tissue lipids of the Virginia white-tailed deer (*Odocoileus virginianus borealis*). Biochem. J. **128**: 373 - 377.

Uauy R, Peirano P, Hoffman D, Mena P, Birch D, Birch E (1996) Role of essential fatty acids in the function of the developing nervous system. Lipids **31**: 167 - 176.

Valencak TG, Arnold W, Tataruch F, Ruf T (2003) High content of polyunsaturated fatty acids in muscle phospholipids of a fast runner, the European brown hare (*Lepus europaeus*). J. Comp. Physiol. **173 B**: 695 - 702.

Van Vliet T, Katan MB (1990) Lower ratio of n3 to n6 fatty acids in cultured than in wild fish. Am. J. Clin. Nutr. **51**: 1 - 2.

Vaughn DM (1995) Dietary fatty acid ratios and tissue eicosanoid production. Am. Coll. Vet. Int. Med. **13 th Vet. Med. Forum**: 18 - 21.

Vipond JE, Swift G, Noble RC, Horgan G (1993) Effects of clover in the diet of grazed lambs on production and carcass composition. Anim. Prod. **57**: 253 - 261.

Voigt RG, Llorente AM, Jensen CL, Fraley JK, Berretta MC, Heird WC (2001) A randomized, double-blind, placebo-controlled trial of docosahexaenoic acid supplementation in children with attention-deficit/hyperactivity disorder. J. Pediatr. **139**: 189 - 196.

Voorrips LE, Brants HAM, Kardinaal AFM, Hiddink GJ, Brandt PAVd (2002) Intake of conjugated linoleic acid, fat, and other fatty acids in relation to postmenopausal breast cancer: the Netherlands cohort study on diet and cancer. Am. J. Clin. Nutr. **76**: 873 - 882.

Walker AT (1964) Major fatty acids in migratory bird fat. Physiol. Zool. **37**: 57 - 64.

Walker BL, Lischenko VF (1966) Fatty acid composition of normal mink tissues. Can. J. Biochem. **44**: 179 - 185.

Walling MV, White DC, Rodriguez JG (1968) Characterization, distribution, catabolism, and synthesis of the fatty acids of the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*). J. Ins. Physiol. **14**: 1445 - 1458.

Ward RM, Allen RS (1957) Polyunsaturated fatty acids in legume-grass silage. Agric. Food Chem. **5**: 765 - 767.

Wells HJ, Makita M, Wells WW, Kruttsch PH (1965) A comparison of the lipid composition of brown adipose tissue from male and female bats (*Myotis lucifugus*) during hibernating and non-hibernating seasons. Biochim. Biophys. Acta **98**: 269 - 277.

Wells AS, Read NW, Laugharne JDE, Ahluwalia NS (1998) Alterations in mood after changing to a low-fat diet. Br. J. Nutr. **79**: 23 - 30.

West GC, Meng MS (1968) The effect of diet and captivity on the fatty acid composition of redpoll (*Acanthis flammea*) depot fats. Comp. Biochem. Physiol. **25**: 535 - 540.

West GC, Coady JW (1974) Fatty acid composition of tissue lipids of captive and wild brown lemmings. Comp. Biochem. Physiol. **47 B**: 353 - 368.

West GC, Peyton LJ (1980) Fatty acids of depot lipids in migrating lapland longspurs. J. Field Ornithol. **51**: 138 - 143.

West GC, Burns JJ, Modafferi M (1979) Fatty acid composition of Pacific walrus skin and blubber fats. Can. J. Zool. **57**: 1249 - 1255.

Whelan J, Surette ME, Hardardottir I, Lu G, Golemboski KA, Larsen E, Kinsella JE (1993) Dietary arachidonate enhances tissue arachidonate levels and eicosanoid production in Syrian hamsters. J. Nutr. **123**: 2174 - 2185.

White HB, Turner MD, Turner AC, Miller RC (1973) Blood lipid alterations in infants receiving intravenous fat-free alimentation. J. Pediatr. **83**: 305 - 313.

Wigmore SJ, Ross JA, Falconer JS, Plester CE, Tisdale MJ, Carter DC, Fearon KC (1996) The effect of polyunsaturated fatty acids on the progress of cachexia in patients with pancreatic cancer. Nutrition **12**: 27 - 30.

Willatts P, Forsyth JS, DiModugno MK, Varma S, Colvin M (1998) Effect of long-chain polyunsaturated fatty acids in infant formula on problem solving at 10 months of age. Lancet **352**: 688 - 691.

Williams GL(1997) Fat, follicles, and fecundity: The ruminant paradigm. in: Nutrition and Reproduction, Hrsg: W. Hansel, G. Bray, Pennington Biomedical Research Foundation, Louisiana State University: 163 - 179.

Williams DD, Platner WS (1967) Cold-induced changes in the fatty acids of rat and hamster. Am. J. Physiol. **212**: 167 - 172.

Williams G, Crawford MA (1987) The transfer of radiolabelled n6 essential fatty acids by the mammary system of the tree shrew (*Tupaia tana*). Comp. Biochem. Physiol. **86 B**: 575 - 580.

Williams G, Davidson BC, Stevens P, Crawford MA (1977) Comparative fatty acids of the dolphin and the herring. J. Am. Oil Chem. Soc. **54**: 328 - 330.

Williams G, Crawford MA, Perrin WF (1987) Comparison of the fatty acid component in structural lipids from dolphins, zebra and giraffe: possible evolutionary implications. J. Zool., Lond. **213**: 673 - 684.

Williams SRM, Guglielmo C, Pierce B, Klaasen M (2004) Flying, fasting and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. J. Av. Biol. **35**: 377 - 393.

Wolfram G (1989) Bedeutung der n3 Fettsäuren in der Ernährung des Menschen. Ernährungs-Umschau **36**: 319 - 330.

Wright T, McBride B, Holub B (1998) Docosahexaenoic acid-enriched milk. World Rev. Nutr. Diet **83**: 160 - 165.

Wu BJ, Hulbert AJ, Storlien LH, Else PL (2004) Membrane lipids and sodium pumps of cattle and crocodiles: an experimental test of the membrane pacemaker theory of metabolism. Am. J. Physiol. **287**: R633 - R641.

Yam D, Eliraz A, Berry EM (1996) Diet and disease- The israeli paradox: Possible dangers of a high N6 polyunsaturated fatty acid diet. Isr. J. Med. Sci. **32**: 1134 - 1143.

Yamada T, Strong JP, Ishii T, Ueno T, Koyama M, Wagayama H, Shimizu A, Sakai T, Malcom GT, Guzman MA (2000) Atherosclerosis and N3 fatty acids in the population of a fishing village and a farming village in japan. Atherosclerosis **153**: 469 - 481.

Yamori Y, Nara Y, Iritani N, Workman RJ, Inagami T (1985) Comparison of serum phospholipid fatty acids among fishing and farming japanese populations and american inlanders. J. Nutr. Sci.Vitaminol. **31**: 417 - 422.

Yom-Tov Y, Tietz A (1978) The effect of diet, ambient temperature and day length on the fatty acid composition in the depot fat of the european starling (*Sturnus vulgaris*) and the rock partridge (*Alectoris chucar*). Comp. Biochem. Physiol. **60 A**: 161 - 164.

Yu TC, Sinnhuber RO (1979) Effects of dietary w 3 and w 6 fatty acids on growth and feed conversion efficiency of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Aquaculture **16**: 31 - 38.

Zaheer K (1994) Fatty acid analysis of total lipids in the soldier caste of termite (*Odototermes obesus* (Rambur)). Pakistan J. Zool. **26**: 86 - 89.

Zar JH (1977) Fatty acid composition of emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) lipids. Comp. Biochem. Physiol. **56 B**: 109 - 112.

Zhou Y, Xie X, Zhang Z, Wang G, Wang C (1998) Preliminary study of lipid fatty acid composition in the chinese alligator (*Alligator sinensis*). Ru. J. Herpet. **5**: 27 - 28.

Zhukova NV, Kharlamenko VI, Svetashev VI, Rodinonov IA (1992) Fatty acids as markers of bacterial symbionts of marine bivalve molluscs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **162**: 253 - 263.

Ziboh VA (1996) The significance of polyunsaturated fatty acids in cutaneous biology. Lipids **31 Supplement**: 249 - 253.

Ziegler JH, Miller RC, Stanislaw CM, Sink JD (1967) Effect of roughage on the composition of ovine depot fat. J. Anim. Sci. **26**: 58 - 63.

Zock PL, Katan MB (1998) Linoleic acid intake and cancer risk: a review and meta-analysis. Am. J. Clin. Nutr. **68**: 142 - 153.

Zomborszky Z, Husveth F (2000) Liver total lipids and fatty acid composition of shot red and fallow deer males in various reproduction periods. Comp. Biochem. Physiol. **126 A**: 107 - 114.

10. Appendix

Quellennachweise zu den Abbildungen

Abb. 1; 2; 3

Afrikanischer Elefant (<i>Loxodonta africana</i>)	Fett tot	Duncan und Garton (1968)
Ameisenigel (<i>Tachyglossus aculeatus</i>)	Fett tot	Falkenstein et al. (2000)
Antilopenkänguruh (<i>Macropus antilopinus</i>)	Fett tot	Naughton et al. (1986)
Backenhörnchen (<i>Eutamias amoenus</i>)	Fett tot	Geiser und Learmonth (1994)
Bisamratte (<i>Ondatra zibethicus</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Blaufuchs (<i>Alopex lagopus</i>) frei	Fett tot	Shultz und Ferguson (1974b)
Braunbär (<i>Ursus arctos arctos</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Büffel (<i>Syncerus caffer</i>) frei	Fett tot	Garton (1960), Crawford et al. (1969)
Bürstenschwanzopossum (<i>Trichosurus vulpecula</i>)	Fett tot	Naughton et al. (1986)
Dachs (<i>Taxidea taxus</i>)	Fett tot	Harlow und Varnell (1980)
Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)	Fett tot	Williams et al. (1977)
Dromedar (<i>Camelus dromedarius</i>)	Fett tot	Emmanuel (1981), Mirgani (1977)
Eisbär (<i>Ursus maritimus</i>) frei	Fett TG	Pond et al. (1992)
Eland (<i>Taurotragus oryx</i>)	Fett tot	Crawford et al. (1969)
Elch (<i>Alces alces</i>)	Fett tot	Tanhuanpää und Pulliainen (1975)
Europäischer Biber (<i>Castor fiber</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Feldhase (<i>Lepus europaeus</i>)	Fett tot	Cobos et al. (1995)
Finwal (<i>Balaenoptera physalus</i>)	Fett tot	Lockyer et al. (1984)
Fischotter (<i>Lutra lutra</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Fledermaus (<i>Myotis thysanodes</i>)	Fett tot	Ewing et al. (1970)
Flußpferd (<i>Hippopotamus amphibius</i>)	Fett tot	Gunstone und Paton (1952), Duncan und Garton (1968)
Gelbbäuchiges Murmeltier (<i>Marmota flaviventris</i>)	Fett tot	Florant et al. (1990)
Gemse (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	Fett tot	Schubert (1969)
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	Fett tot	Crawford et al. (1969)
Goldmantelziesel (<i>Spermophilus lateralis</i>)	Fett tot	Frank (1992)
Graues Riesenmäuschen (<i>Macropus major</i>)	Fett tot	Hilditch et al. (1942)
Großer Panda (<i>Ailuropoda melanoleuca</i>)	Fett tot	Hilditch et al. (1942), Garton (1960)
Hamster (<i>Phodopus sungorus</i>)	Fett tot	Geiser und Heldmaier (1995)
Hartebeest (<i>Aelaphus buselaphus</i>)	Fett tot	Crawford et al. (1969)
Igel (<i>Erinaceus europaeus</i>)	Fett TG	Laukola (1980)
Kamel (<i>Camelus bactrianus</i>)	Fett tot	Gunstone und Paton (1952)
Kanadischer Biber (<i>Castor canadensis</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Fett tot	Cobos et al. (1995)
Katze (<i>Gattus felix</i>)	Fett tot	Hilditch et al. (1942)
Kegelrobbe (<i>Halichoerus grypus</i>)	Fett tot	Schweigert et al. (1990), Käkelä et al. (1993)
Kleine braune Fledermaus (<i>Myotis lucifugus</i>)	Fett tot	Wells et al. (1965), Ewing et al. (1970)
Löwe (<i>Panthera leo</i>)	Fett tot	Hilditch et al. (1942)
Maultierhirsch (<i>Odocoileus hemionus</i>)	Fett tot	Cordain et al. (2002)
Murmeltier (<i>Marmota monax</i>) frei	Fett tot	Davies et al. (1965)
Nerz (<i>Mustela vison</i>)	Fett tot	Rouvinen et al. (1989)
Pavian (<i>Papio hamadryas</i>)	Fett tot	Hilditch et al. (1942)
Peccari (<i>Pecari tajacu</i>)	Fett TG	Mattson et al. (1964)
Pelzrobbe (<i>Callorhinus ursinus</i>)	Fett tot	Waldorf et al. (1979)
Pferd (<i>Equus caballus</i>)	Fett tot	Gupta und Hilditch (1951)
Polarerdmännchen (<i>Citellus parryi</i>)	Fett tot	Sheikina und Serdyuk (1978)
Puma (<i>Felix concolor</i>)	Fett tot	Gunstone (1955b), Giral (1945)
Reh (<i>Capreolus capreolus</i>)	Fett tot	Schubert (1969)
Rentier (<i>Rangifer tarandus</i>)	Fett TG	Garton et al. (1971)
Rind (<i>Bos taurus</i>)	Fett tot	Garton (1960), Eichhorn et al. (1986)
Ringelrobbe (<i>Phoca hispida hispida</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1998)
Ringelrobbe (<i>Phoca hispida ladogensis</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1998)
Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>) frei	Fett tot	Garton (1960), Schubert (1969), Cordain et al. (2002)
Saima Ringelrobbe (<i>Phoca hispida saimensis</i>)	Fett tot	Käkelä et al. (1993)
Schaf (<i>Ovis ammon</i>)	Fett tot	Ziegler et al. (1967), Miller et al. (1967), Emmanuel (1981), Vipond et al. (1993)
Schimpanse (<i>Pan troglodytes</i>)	Fett tot	Gunstone (1955a), Garton (1960)
Schwein (<i>Sus scrofa</i>)	Fett TG	Mattson et al. (1964)
Seehund (<i>Phoca vitulina</i>)	Fett tot	Grahl-Nielsen und Mjaavatten (1991)
Seiwal (<i>Balaenoptera borealis</i>)	Fett TG	Bottino (1977)

Streifendelfin (<i>Stenella coeruleoalba</i>)	Fett tot	Guitart et al. (1999)
Streifenziegel (<i>Citellus tridecemlineatus</i>)	Fett tot	Platner et al. (1972)
Syrischer Hamster (<i>Mesocricetus auratus</i>)	Fett tot	Williams und Platner (1967)
Tiger (<i>Felis tigris</i>)	Fett tot	Pathak und Agarwal (1952), Gunstone (1955b)
Uruguay Pelzrobbe (<i>Arctocephalus australis</i>)	Fett tot	Grompone et al. (1990)
Walross (<i>Odobenus rosmarus divergens</i>)	Fett tot	West et al. (1979)
Warzenschwein (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	Fett tot	Crawford et al. (1970)
Waschbärhund (<i>Nyctereutes procyonoides</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Weißer Wal (<i>Delphinapterus leucas</i>)	Fett tot	Dahl et al. (2000)
Weißwedelhirsch (<i>Odocoileus virginianus</i>)	Fett tot	Rule und McCormick (1998)
Wolf (<i>Canis lupus</i>)	Fett tot	Käkelä und Hyvärinen (1996)
Wühlmaus (<i>Lemmus sibirians</i>)	Fett tot	West und Coady (1974)
Yuma-Fledermaus (<i>Myotis yumanensis</i>)	Fett tot	Ewing et al. (1970)
Zebra (<i>Equus burchelli</i>)	Fett tot	Williams et al. (1987)
Zwergmaki (<i>Cheirogaleus medius</i>)	Fett tot	Fietz et al. (2003)

Abb. 4 a-d

Afrikanischer Elefant (<i>Loxodonta africana</i>)	Crawford et al. (1976)
Baumspitzmaus (<i>Tupia tana</i>)	Williams und Crawford (1987)
Büffel (<i>Syncerus caffer</i>)	Crawford et al. (1976)
Casaragua (<i>Proechimys guairae</i>)	Crawford et al. (1976)
Civetkatze (<i>Viverricula indica pallida</i>)	Crawford et al. (1976)
Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)	Crawford et al. (1976)
Eland (<i>Taurotragus oryx</i>)	Crawford et al. (1976)
Fruchtfledermaus (<i>Megachiropterus sp.</i>)	Crawford et al. (1976)
Gepard (<i>Acinonyx jubatus</i>)	Davidson et al. (1986)
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	Crawford et al. (1976)
Hamster (<i>Phodopus sungorus</i>)	Crawford et al. (1976)
Hartebeest (<i>Aelaphus buselaphus</i>)	Crawford et al. (1976)
Kamel (<i>Camelus bactrianus</i>)	Crawford et al. (1976)
Katze (<i>Gattus felix</i>)	Crawford et al. (1976)
Klippschliefer (<i>Procavia capensis</i>)	Crawford et al. (1976)
Krallenäffchen (<i>Callithrix jacchus</i>)	Crawford et al. (1976)
Leopard (<i>Panthera pardus</i>)	Crawford et al. (1976)
Löwe (<i>Panthera leo</i>)	Crawford et al. (1976)
Meerschwein (<i>Cavia aperea porcellus</i>)	Crawford et al. (1976)
Mensch (<i>Homo sapiens</i>)	Crawford et al. (1976)
Mönchsrobbe (<i>Monachus monachus</i>)	Henderson et al. (1994)
Patasaffe (<i>Erythrocebus patas</i>)	Crawford et al. (1976)
Pferd (<i>Equus caballus</i>)	Crawford et al. (1976)
Ratte (<i>Rattus norvegicus</i>)	Crawford et al. (1976)
Rind (<i>Bos taurus</i>)	Crawford et al. (1976)
Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>)	Crawford et al. (1976)
Seiwal (<i>Balaenoptera borealis</i>)	Bottino (1977)
Spitzmaus (<i>Microtus sp.</i>)	Crawford et al. (1976)
Topi (<i>Damaliscus lunatus</i>)	Crawford et al. (1976)
Tüpfelhyäne (<i>Crocota crocuta</i>)	Crawford et al. (1976)
Uganda Kob (<i>Adenata kob</i>)	Crawford et al. (1976)
Vervetaffa (<i>Cercopithecus aethiops</i>)	Crawford et al. (1976)
Viscacha (<i>Lagidium viscaccia</i>)	Crawford et al. (1976)
Warzenschwein (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	Crawford et al. (1976)
Wühlmaus (<i>Lemmus sibiricus</i>)	Crawford et al. (1976)
Zebra (<i>Equus burchelli</i>)	Crawford et al. (1976)

Abb. 5 a-d**Säuger**

Antilopenkänguruh (<i>Macropus antilopinus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Büffel (<i>Syncerus caffer</i>)	total	Crawford et al. (1970)
Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)	PL CPG	Williams et al. (1987)
Dromedar (<i>Camelus dromedarius</i>)	total	Rawdah et al. (1994)
Eland (<i>Taurotragus oryx</i>)	total	Crawford et al. (1969, 1970)
Feldhase (<i>Lepus europaeus</i>)	PL	Cobos et al. (1995)
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	PL CPG	Crawford et al. (1969), Williams et al. (1987)
Graues Riesenmäuse (<i>Macropus major</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Graukänguruh (<i>Macropus giganteus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Hirschmaus (<i>Peromyscus maniculatus</i>)	total	Geiser (1991)
Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	total	Cambero et al. (1991b)
Koala (<i>Phascolarctos cinereus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Korrigum (<i>Damaliscus korrigum</i>)	total	Crawford et al. (1969)
Langnasen Potoroo (<i>Potorous tridactylus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Maultierhirsch (<i>Odocoileus hemionus</i>)	total	Cordain et al. (2002)
Maus (<i>Mus musculus</i>)	total	Geiser (1991)
Mönchsrobbe (<i>Monachus monachus</i>)	PL CPG	Henderson et al. (1994)
Pronghorn (<i>Antilocarpa americana</i>)	total	Cordain et al. (2002)
Ratte (<i>Rattus norvegicus</i>)	total	Couture und Hulbert (1995)
Rind (<i>Bos taurus</i>)	PL	Crawford et al. (1970), Malau-Aduli et al. (1998)
Ringelschwanzopossum (<i>Pseudocheirus peregrinus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Rotes Riesenmäuse (<i>Megaleia rufa</i>)	total	Ford et al. (1982)
Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>)	total	Cordain et al. (2002)
Sattelrobbe (<i>Phoca groenlandica</i>)	total	Sales et al. (1999)
Schnabeltier (<i>Ornithorhynchus anatinus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Schwarzfuß Wallaby (<i>Petrogale lateralis</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Seiwal (<i>Balaenoptera borealis</i>)	PL	Bottino (1977)
Streifendelfin (<i>Stenella coerulescens</i>)	total	Guitart et al. (1999)
Tüpfelhäne (<i>Crocodylus crocodylus</i>)	PL CPG	Crawford et al. (1976)
Uganda Kob (<i>Adenota kob</i>)	PL CPG	Crawford et al. (1976)
Waldspitzmaus (<i>Sorex araneus</i>)	PL	Kakelä et al. (1995)
Warzenschwein (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	total	Crawford et al. (1970)
Wasserspitzmaus (<i>Neomys fodiens</i>)	PL	Kakelä et al. (1995)
Weißbüschelaffe (<i>Callithrix jacchus</i>)	total	Charnock et al. (1992)
Wombat (<i>Vombatus ursinus</i>)	total	Naughton et al. (1986)
Wühlmaus (<i>Lemmus sibiricus</i>)	total	West und Coady (1974)
Zebra (<i>Equus burchelli</i>)	CPG	Williams et al. (1987)

Vögel

Currawong (<i>Strepera graculina</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Emu (<i>Dromolus novae-hollandiae</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Fasan (<i>Phasianus colchicus</i>)	PL	Sarra et al. (1985)
Gaugans (<i>Anser anser</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Haushuhn (<i>Gallus gallus</i>)	total	Marion und Woodroof (1963)
Möwe (<i>Larus fuscus</i>)	PL	Surai et al. (2000)
Rhea (<i>Rhea americana</i> + <i>Pteroculmia pennata</i>)	total	Sales et al. (1999)
Rotkehlchen (<i>Erithacus rubecula</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Spatz (<i>Passer domesticus</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Star (<i>Sturnus vulgaris</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Stockente (<i>Anas platyrhynchos</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	total	Horbaniczuk und Sales (1998), Sales (1998)
Taube (<i>Columba livia</i>)	total	Hulbert et al. (2002)
Wachtel (<i>Lagopus lagopus</i> + <i>L. mutus</i>)	PL	Tanhuangpää und Pulliainen (1969)
Zebrafink (<i>Taeniopygia guttata</i>)	total	Hulbert et al. (2002)

Reptilien

Alligator (<i>Alligator sinensis</i>)	total	Zhou et al. (1998)
Australische Agame (<i>Amphibolurus nuchalis</i>)	total	Geiser und Kenagy (1993)
Nilkrokodil (<i>Crocodylus niloticus</i>)	total	Hoffman et al. (2000)

Abb. 6

Aalmutter (<i>Zoarces viviparus</i>)	Pekkarinen (1980)
Amphotistias kuhlii	Hansel et al. (1993)
Anchovy (<i>Engraulis engrasicolus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Atlantikmakrele (<i>Scomber scombrus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Ayu (<i>Plecoglossus altivelis</i>)	Kojima et al. (1986)
Biwamasu (<i>Oncorhynchus masou rhodurus</i>)	Kojima et al. (1986)
Blaubarsch (<i>Pomatomus saltator</i>)	Tanakol et al. (1999)
Blauflossen Meerbrasse (<i>Acanthopagrus cuvieri</i>)	Agren et al. (1991)
Bluegill (<i>Lebomis makrochirus</i>)	Kojima et al. (1986)
Bonito (<i>Sarda sarda</i>)	Tanakol et al. (1999)
Buckelschnapper (<i>Lutjanus gibbus</i>)	Hansel et al. (1993)
Drückerfisch (<i>Abalistes stellares</i>)	Hansel et al. (1993)
Fünfstreifenschnapper (<i>Lutjanus quinqleanatus</i>)	Hansel et al. (1993)
Gelbstreifenfüsiliier (<i>Caesio caeruleaurea</i>)	Hansel et al. (1993)
Gemeine Pandora (<i>Pagellus erythrinus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Gestreifte Seearbe (<i>Mugil cephalus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Goldstreifenschnapper (<i>Pristipomoides typus</i>)	Hansel et al. (1993)
Großer Drachenkopf (<i>Scorpaena scrofa</i>)	Tanakol et al. (1999)
Grouperfisch (<i>Epinephelus suillis</i>)	Agren et al. (1991)
Harlekin Süßlippe (<i>Plectrorhynchus lineatus</i>)	Hansel et al. (1993)
Hering (<i>Clupea harengus</i>)	Linko et al. (1985)
Höhlenlippfisch (<i>Chelinus trilobatus</i>)	Hansel et al. (1993)
Hornhecht (<i>Belone belone</i>)	Tanakol et al. (1999)
Kleiner Ährenfisch (<i>Atherina boyeri</i>)	Tanakol et al. (1999)
Lachs (<i>Salmo salar</i>)	Bolgova und Shchurov. (1987)
Langnasendoktorfisch (<i>Naso brevirostris</i>)	Hansel et al. (1993)
Langnasenkaiserfisch (<i>Lethrinus elongatus</i>)	Hansel et al. (1993)
Maori Lippfisch (<i>Cheilinus chlorurus</i>)	Hansel et al. (1993)
Mosambik Maulbrüter (<i>Oreochromis spirulus</i>)	Agren et al. (1991)
Namazus (<i>Silurus asotus</i>)	Kojima et al. (1986)
Nijimazu (<i>Salmo gairdneri</i>)	Kojima et al. (1986), Kiessling et al. (1989)
Ohkuchibasu (<i>Micropterus salmoides</i>)	Kojima et al. (1986)
Ölfischlein (<i>Comephorus baicalensis</i>)	Kozlova und Khotimchenko (2000)
Ölfischlein (<i>Comephorus dybowski</i>)	Kozlova und Khotimchenko (2000)
Orangefleck Doktorfisch (<i>Acanthurus olivaceus</i>)	Hansel et al. (1993)
Pferdemakrele (<i>Trachurus trachurus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Regenbogenforelle (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	Tanakol et al. (1999)
Rotbrustprachtlippfisch (<i>Cheilinus fasciatus</i>)	Hansel et al. (1993)
Rote Seearbe (<i>Mullus surmuletus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Roter Clownlippfisch (<i>Coris gaimardi</i>)	Hansel et al. (1993)
Roter Knurrhahn (<i>Trigla lucema</i>)	Tanakol et al. (1999)
Runder Gobi (<i>Neogobius melanostomus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Sägebarsch (<i>Serranus cabrilla</i>)	Tanakol et al. (1999)
Sardine (<i>Sardina pilchardus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Schiffshalter (<i>Echeneis naucrates</i>)	Hansel et al. (1993)
Schwarzpunktkaiserfisch (<i>Lethrinus semicinctus</i>)	Hansel et al. (1993)
Seezunge (<i>Solea vulgaris</i>)	Tanakol et al. (1999)
Silber Pomfret (<i>Otolithes argenteus</i>)	Agren et al. (1991)
Spanische Makrele (<i>Scomber japonicus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Steinbutt (<i>Scophthalmus maximus</i>)	Bell et al. (1994)
Unagi (<i>Anguilla japonica</i>)	Kojima et al. (1986)
Wittling (<i>Merangius merlangus</i>)	Tanakol et al. (1999)
Zweibandbrasse (<i>Parupeneus barberinus</i>)	Hansel et al. (1993)
Zwergmaräne (<i>Coregonus albula</i>)	Muje et a. (1989)

Abb. 7 a b

Muskel total

Antilopenkänguruh (<i>Macropus antilopinus</i>)	Naughton et al. (1986)
Büffel (<i>Synceus caffer</i>)	Crawford et al. (1970)
Bürstenschwanzopossum (<i>Trichosurus vulpecula</i>)	Naughton et al. (1986)
Dromedar (<i>Camelus dromedarius</i>)	Rawdah et al. (1994)
Eland (<i>Taurotragus oryx</i>)	Crawford et al. (1969, 1970)
Feldhase (<i>Lepus europaeus</i>)	Cobos et al. (1995)
Gabelschwanzseekuh (<i>Dugong australis</i>)	Naughton et al. (1986)
Graues Riesenänguruh (<i>Macropus major</i>)	Naughton et al. (1986)
Graukänguruh (<i>Macropus giganteus</i>)	Naughton et al. (1986)
Hartebeest (<i>Aelaphus buselaphus</i>)	Crawford et al. (1969)
Hirschmaus (<i>Peromyscus maniculatus</i>)	Geiser (1991)
Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Cobos et al. (1995)
Koala (<i>Phascolarctos cinereus</i>)	Naughton et al. (1986)
Korrigum (<i>Damaliscus korrigum</i>)	Crawford et al. (1969)
Langnasen Potoroo (<i>Potorous tridactylus</i>)	Naughton et al. (1986)
Maultierhirsch (<i>Odocoileus hemionus</i>)	Cordain et al. (2002)
Pronghorn (<i>Antilocarpa americana</i>)	Cordain et al. (2002)
Rind (<i>Bos taurus</i>)	Link et al. (1970), Eichhorn et al. (1986), Koizumi et al. (1991)
Ringelschwanzopossum (<i>Pseudocheirus peregrinus</i>)	Naughton et al. (1986)
Rotes Riesenänguruh (<i>Megaleia rufa</i>)	Ford et al. (1982)
Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>)	Cordain et al. (2002)
Schaf (<i>Ovis ammon</i>)	Vipond et al. (1993)
Schnabeltier (<i>Ornithorhynchus anatinus</i>)	Naughton et al. (1986)
Schwarzfuß Wallaby (<i>Petrogale lateralis</i>)	Naughton et al. (1986)
Schwarzschnanzwallaby (<i>Wallabia bicolor</i>)	Naughton et al. (1986)
Schwein (<i>Sus scrofa</i>) frei	Koizumi et al. (1991)
Schwein (<i>Sus scrofa</i>) gef	Koizumi et al. (1991), Otten et al. (1993), Klingenberg et al. (1995)
Streifendelfin (<i>Stenella coeruleoalba</i>)	Guitart et al. (1999)
Wallaroo (<i>Macropus robustus</i>)	Naughton et al. (1986)
Warzenschwein (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	Crawford et al. (1970)
Weißbüschelaffe (<i>Callithrix jacchus</i>)	Charnock et al. (1992)
Weißwedelhirsch (<i>Odocoileus virginianus</i>)	Rule und McCormick (1998)
Wombat (<i>Vombatus ursinus</i>)	Naughton et al. (1986)
Wühlmaus (<i>Lemmus sibiricus</i>)	West und Coady (1974)
Leber PL	
Säuger	
Baumspitzmaus (<i>Tupia tana</i>)	Williams und Crawford (1987)
Blaufuchs (<i>Alopex lagopus</i>)	Ahlstrom et al. (1997)
Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)	Williams et al. (1977)
Gepard (<i>Acinonyx jubatus</i>)	Davidson et al. (1986)
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>) frei	Crawford et al. (1976, 1991), Williams et al (1987)
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>) gef	Crawford et al. (1991)
Hamster (<i>Phodopus sungorus</i>)	Whelan et al. (1993)
Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Futter et al. (1956), Couture und Hulbert. (1995)
Labormaus (<i>Mus musculus</i>)	Sena et al. (1982)
Meerschwein (<i>Cavia aperea porcellus</i>)	Abedin et al. (1999)
Mönchsrobbe (<i>Monachus monachus</i>)	Henderson et al. (1994)
Nerz (<i>Mustela vison</i>)	Ahlstrom et al. (1997)
Ratte (<i>Rattus norvegicus</i>)	Innis et al. (1995), Ihara-Watanabe et al. (1998)
Schaf (<i>Ovis ammon</i>)	Miller et al. (1967)
Tüpfelhyäne (<i>Crocota crocuta</i>)	Crawford et al. (1976)
Uganda Kob (<i>Adenata kob</i>)	Crawford et al. (1976)
Waldspitzmaus (<i>Sorex araneus</i>)	Käkelä und Hyvärinen (1995)
Wasserspitzmaus (<i>Neomys fodiens</i>)	Käkelä und Hyvärinen (1995)
Zebra (<i>Equus burchelli</i>)	Williams et al. (1987)

Abb. 8 a-e; 9 a-e; 10 a-e; 12 a-e
Fische

Aal (<i>Anguilla anguilla</i>)	Van Vliet und Katan (1990)
Delfinfisch (<i>Coryphaena hippurus</i>)	Ostrowski und Divakaran (1989)
Lachs (<i>Salmo salar</i>)	Bolgova und Shchurov. (1987)
Regenbogenforelle (<i>Salmo gairdneri</i>)	Reinitz und Yu (1981), Kojima et al. (1986)
Steinbutt (<i>Scophthalmus maximus</i>)	Serot et al. (1998)
Umberfisch (<i>Argyrosomus regius</i>)	Jahncke et al. (1988)
Wels (<i>Silurus glanis</i>)	Chanmugam et al. (1986)

Reptilien

Alligator (<i>Alligator sinensis</i>)	Speake et al. (1994)
Brückenechse (<i>Sphenodon punctatus</i>)	Cartland-Shaw et al. (1998)
Grüne Meerschildkröte (<i>Chelonia mydas</i>)	Joseph et al. (1985)
Krokodil (<i>Crocodylus porosus</i>)	Gunstone und Russell (1954a)

Vögel

Amerik. Turmfalke (<i>Falco sparverius</i>)	Surai et al. (2000)
Birkenzeisig (<i>Acanthis flammea</i>)	West und Meng (1968)
Dachsammer (<i>Zonotrichia leucophrys</i>)	Morton und Liebman (1974)
Fasan (<i>Phasianus colchicus</i>)	Speake et al. (1999)
Gaugans (<i>Anser anser</i>)	Christie und Moore (1972b), Speake et al. (1999)
Rebhuhn (<i>Lyrurus tetrix</i>)	Surai et al. (2000)
Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	Noble et al. (1996)

Carni- und Omnivore

Blaufuchs (<i>Alopex lagopus</i>)	Shultz und Ferguson (1974b), Rouvinen (1991)
Delfin (<i>Tursiops truncatus</i>)	Williams et al. (1977)
Eisbär (<i>Ursus maritimus</i>)	Pond et al. (1992), Colby et al. (1993)
Gepard (<i>Acinonyx jubatus</i>)	Davidson et al. (1986)
Kegelrobbe (<i>Halichoerus grypus</i>)	Schweigert et al. (1990), Grahl-Nielsen und Mjaavatten (1991), Kakelä et al (1993)
Schimpanse (<i>Pan troglodytes</i>)	Gunstone (1955a), Garton (1960)
Schwein (<i>Sus scrofa</i>)	Pathak et al. (1959), Leat (1963), Mattson et al. (1964), Schubert (1969), Crawford et al. (1970), Otten et al. (1993), Klingenberg et al. (1995)

Herbivore

Afrikanischer Elefant (<i>Loxodonta africana</i>)	Cmelik und Ley. (1977), Clauss et al. (2003)
Büffel (<i>Syncerus caffer</i>)	Achaya und Banerjee (1946), Garton (1960), Crawford et al. (1969)
Eland (<i>Taurotragus oryx</i>)	Crawford et al. (1991)
Gelbbauchmurmeltier (<i>Marmota flaviventris</i>)	Florant et al. (1990), Thorp et al. (1994)
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	Crawford et al. (1991)
Goldmantelziegel (<i>Spermophilus lateralis</i>)	Frank (1992)
Indischer Elefant (<i>Elephas maximus</i>)	Clauss et al. (2003)
Kaninchen (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Cambero et al. (1991b), Cobos et al. (1995)
Oryx (<i>Oryx gazella</i>)	Crawford et al. (1991)
Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>)	Manley und Forss (1979)
Waldmurmeltier (<i>Marmota monax</i>)	Davies et al. (1965)
Wühlmaus (<i>Lemmus sibiricus</i>)	West und Coady (1974)

Abb. 11 a-e; 12 a-e**Fische**Aal (*Anguilla anguilla*)Lachs (*Salmo salar*)Steinbutt (*Scophthalmus maximus*)Umberfisch (*Argyrosomus regius*)Wels (*Silurus glanis*)

Van Vliet und Katan (1990)

Bolgova und Shchurov (1987)

Serot et al. (1998)

Jahncke et al. (1988)

Chanmugam et al. (1986)

ReptilienBrückenechse (*Sphenodon punctatus*)Krokodil (*Crocodylus porosus*)

Cartland-Shaw et al. (1998)

Gunstone und Russell (1954a)

VögelAmerik. Turmfalke (*Falco sparverius*)Birkenzeisig (*Acanthis flammea*)Dachsammer (*Zonotrichia leucophrys*)Fasan (*Phasianus colchicus*)Graugans (*Anser anser*)Rebhuhn (*Lyrurus tetrix*)Strauß (*Struthio camelus*)

Surai et al. (2000)

West und Meng (1968)

Morton und Liebman (1974)

Speake et al. (1999)

Christie und Moore (1972b), Speake et al. (1999)

Surai et al. (2000)

Noble et al. (1996)

Carni- und OmnivoreDelfin (*Tursiops truncatus*)Eisbär (*Ursus maritimus*)Gepard (*Acinonyx jubatus*)Schwein (*Sus scrofa*)

Williams et al. (1977)

Pond et al. (1992), Colby et al. (1993)

Davidson et al. (1986)

Pathak et al. (1959), Leat (1963), Mattson et al. (1964), Schubert (1969), Crawford et al. (1970), Otten et al. (1993), Klingenberg et al. (1995)

HerbivoreAfrikanischer Elefant (*Loxodonta africana*)Büffel (*Syncerus caffer*)Eland (*Taurotragus oryx*)Gelbbauchmurmeltier (*Marmota flaviventris*)Giraffe (*Giraffa camelopardalis*)Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*)Rotwild (*Cervus elaphus*)Waldmurmeltier (*Marmota monax*)Wühlmaus (*Lemmus sibiricus*)Goldmantelziesel (*Spermophilus lateralis*)

Cmelik und Ley (1977), Clauss et al. (2003)

Achaya und Banerjee (1946), Garton (1960), Crawford et al. (1969)

Crawford et al. (1970), (1991)

Florant et al. (1990), Thorp et al. (1994)

Crawford et al. (1991)

Cambero et al. (1991b), Cobos et al. (1995)

Manley und Forss (1979)

Davies et al. (1965)

West und Coady (1974)

Frank (1992)

Danksagung

Prof. J.-M. Hatt möchte ich ganz herzlich danken für die Übernahme der Dissertation.

Prof. W. Rambeck danke ich für die Übernahme des Korreferates.

Bei Dr. M. Clauss möchte ich mich für die tatkräftige Hilfe bei der Sammlung der Artikel bedanken und für die immer wieder aufmunternden Worte.

Prof. C. Pond und Prof. P. Couture danke ich für die freundliche Unterstützung während meiner Recherche.

Frau Barbara Schneider danke ich für die Hilfe bei der Beschaffung von Literatur.

Meinem Lebensgefährten und meiner Familie danke ich dafür, dass sie mich jederzeit unterstützt haben, und mir so ermöglicht haben, einen Traum zu verwirklichen.

Lebenslauf

Name	Christine Grum
Geburtsdatum	18.10.1967
Geburtsort	Dinkelsbühl
Nationalität	Deutsch

1973 - 1977	Grundschule Dinkelsbühl
1977 - 1986	Gymnasium Dinkelsbühl
1986	Allgemeine Hochschulreife (Abitur)
1986 - 1991	Studium Wirtschaftsingenieurwesen an der Fachhochschule Aalen
1991 - 1992	bei der Firma Federal Express, Nürnberg als Industrial Engineer im Bereich Produktionsplanung und –überwachung tätig.
1993 – 1994	bei der Firma Ristic, Oberferrieden im Bereich Marketing und Vertrieb tätig.
1994 – 1998	als Teilhaber der Firma Vex Accessoires, tätig im Groß- und Einzelhandel von Modeschmuck und Accessoires.
1998 - 2004	Studium der Veterinärmedizin an der Ludwig-Maximilian-Universität, München
2004	3.Staatsexamen an der Ludwig-Maximilian-Universität, München
2004	seit 1. März 2004 als Assistenztierärztin in der Kleintierpraxis Gröningen, Satteldorf, Deutschland

1.7. 2005